

DIE
SPALTUNGSERSCHENUNGEN
DER
OENOTHERA LAMARCKIANA

VON

N. HERIBERT-NILSSON

LIC. PHIL., YST.



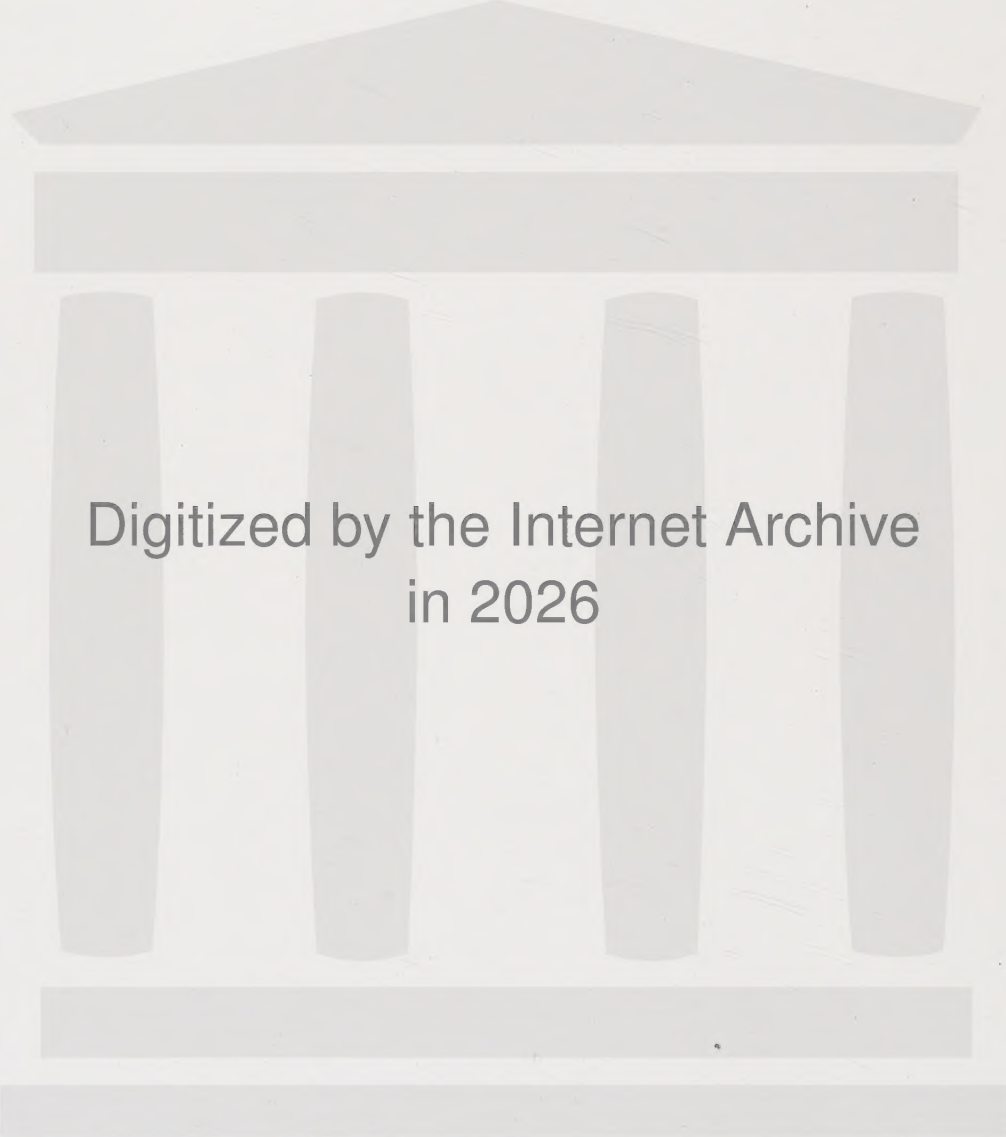
MIT 17 FIGUREN IM TEXTE.

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT GENEHMIGUNG DER PHILOSOPHISCHEN
FAKULTÄT IN LUND AM 21. MAI 1915 UM 10. UHR V. M. IM HÖRSAAL.
DES BOTANISCHEN INSTITUTS ÖFFENTLICH ZU VERTEIDIGEN

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553402_0036

DIE
SPALTUNGSCHEINUNGEN
DER
OENOTHERA LAMARCKIANA

VON

N. HERIBERT-NILSSON



MIT 17 FIGUREN IM TEXTE.

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit bildet die Fortsetzung meiner Untersuchungen über die Variabilitätserscheinungen bei *Oenothera Lamarckiana*, deren Resultate bis zu dem Jahre 1911 in einer früheren Abhandlung niedergelegt sind.¹ Während der Jahre 1912—1914 sind meine Kulturen sehr erweitert worden, was dadurch ermöglicht wurde, dass ich im Jahre 1912 nach der Saatzuchtanstalt Weibullsholm bei Landskrona übersiedelte, wo mir die Direktoren, die Herren HARRY und WILLIAM WEIBULL, mit grösster Liberalität den Platz für die mehr und mehr wachsenden Kulturen zur Verfügung gestellt haben. Es ist mir deshalb eine angenehme Pflicht, Ihnen hierfür meinen grössten Dank auszusprechen.

Die Kulturen, die 1912 noch teilweise in Lund betrieben wurden, umfassten in diesem Jahre ungefähr 2500 Individuen. Die Versuche 1913 und 1914, die alle in Weibullsholm ausgeführt wurden, betrugen ungefähr 4000, respektiv 10000 Individuen.

¹ Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre. Bd. 8, 1912, S. 89--231. Im folgenden »*Oenothera* 1912« bezeichnet.

I. Methodisches.

Bei einer Pflanzenart, mit welcher so viele Experimente ausgeführt worden sind wie bei der *O. Lamarckiana*, kann es vielleicht als überflüssig erscheinen, methodische Bemerkungen vor auszuschicken. Ich meine indessen, dass dies aus mehreren Gründen notwendig ist, denn bei einer verkehrten Versuchsanordnung kann man viele und zum Teil auch sehr grosse Fehlerquellen bekommen.

Fehler bei der Bestäubung und Kastrierung kann man indessen bei *Oenothera* leicht vermeiden. Wenn man eine Knospe aufbricht, um die Staubblätter, die schon im Knospenstadium ihre Antheren öffnen, wegzunehmen, folgen einige Antheren oft den abgepflückten Kronenblättern und beladen die Finger mit Pollen. Wenn man also gleichzeitig mehrere Selbstbestäubungen oder Kreuzungen macht, muss man sorgfältig dafür sorgen, die Narben nicht mit den Fingern zu berühren, was oft Schwierigkeiten bieten kann, weil der Griffel bei *O. Lamarckiana* sehr lang und zart ist und deshalb nach dem Entfernen der Blütenblätter sich nicht aufrecht hält, sondern umfällt und dann leicht die Finger berührt. Bei einiger Übung kann man aber die Bestäubungsprozedur sicher ausführen, speziell wenn man am ruhigen Abend arbeitet, wo die Pflanzen nicht bewegt werden. Alle Blüten, deren Narben zufällig mit den Fingern in Berührung gekommen sind, müssen als misslungen betrachtet werden. Wichtig ist es natürlich auch, dass die Antheren, die bei der Bestäubung angewandt werden, nicht mit den Fingern in Berührung kommen, weshalb die Kelch- und Kronenblätter der pollenliefernden Blüten vorsichtig abgepflückt werden müssen.

Ein grosser Vorteil in bezug auf die Bestäubung von *Oenothera* liegt darin, dass die Pollenkörner mit Viscinfäden verbunden sind, also eine klebrige Masse bilden, weshalb der Pollen nicht stäubt. — Dass man natürlich jede bestäubte oder gekreuzte Blüte sorgfältig isolieren muss, ist ja kaum nötig zu erwähnen.

Eine grössere Fehlerquelle kann man aber nach der Aussaat der Samen in Kasten erhalten, wenn man diese ziemlich eng im Mistbeet stellen muss und die Bewässerung mittels Giesskanne ausführt. Es kann dann sehr leicht eintreffen, dass bei der Bespritzung Samen von dem einen zu dem anderen Kasten geschleudert werden, und dass also eine ungewollte Einmischung stattfindet. Auch kann der Wind bei dem Aufheben der Fenster des Mistbeetes einen Samen von seinem

Kasten entführen, wenn bei der Aussaat nicht alle Samen mit Erde bedeckt worden sind. Diese Fehlerquellen habe ich indessen jedenfalls auf ein Minimum dadurch reduziert, dass ich nicht mit der Giesskanne bewässert habe, sondern mit einer Spitzvorrichtung, die mit einer Wasserleitung in Verbindung gesetzt worden ist, und die durch ein geeignetes Mundstück einen feinen Tauregen aussendet. Ausserdem habe ich die Bewässerung so viel wie möglich bei stillem Wetter ausgeführt. Trotzdem habe ich Fälle konstatiert, wenn auch sehr selten, wo eine Einmischung fremder Samen in einem Kasten stattgefunden hat. In den Nachkommenschaften weissnerviger Pflanzen habe ich 1912 unter mehr als 400 Individuen, die 8 Nachkommenschaften gehörten, keine einzige rotnervige Pflanze gefunden und ebensowenig unter mehr als 2000 Individuen 1913, 21 Nachkommenschaften angehörend. Im Jahre 1914 fand ich aber unter ungefähr 5000 weissnervigen Individuen, die 65 Nachkommenschaften bildeten, 4 rotnervige Pflanzen, die sich auf 3 Nachkommenschaften verteilten. Dass diese abweichenden Pflanzen Einmischungen von Samen rotnerviger Nachkommenschaften repräsentieren ist schon aus dem Grunde höchst wahrscheinlich, dass die Kasten, die diese Pflanzen enthielten, in der Nähe von Kasten rotnerviger Nachkommenschaften gestanden hatten, während die Kasten, die entfernter gewesen waren, auch keine Einmischungen zeigten. Auch war in diesem Jahre die Anzahl der Kasten mehr als doppelt so gross als 1913 und 1912, die Gefahr einer Einmischung also auch grösser. Da es sich in diesem Falle um eine Eigenschaft handelt, die einfaches Mendeln zeigt, kann ja die erwähnte Einmischung von nicht einmal 0.1 % die Zahlenverhältnisse nicht verschieben. Auch ist ja die Aussicht, dass ein »mutierter« Samen in einer Nachkommenschaft kommt, zu der er nicht hingehört, äusserst gering. Denn gesetzt, dass das »Mutationsprozent« durchschnittlich 5 % ist und dass die Versuche gezeigt haben, dass die Einmischung fremder Samen 0.1 % beträgt, so kann ja, da nur jeder zwanzigste Samen eine »Mutante« repräsentiert, nur einmal auf 20000 Samen ein »mutierter« Samen an falschen Platz kommen. Da meine ganzen Kulturen 1914 nur ungefähr 10000 Individuen enthielten, ist also die Aussicht, dass ein »mutierter« Samen in einem Kasten gelangt ist, wo er nicht hingehörte, fast auf Null reduziert. Ganz anderes stellt sich natürlich die Sache, falls ein Kasten Samen einer »Mutanten«-nachkommenschaft enthält. Dann ist die Aussicht einer Einmischung der »Mutanten«-samen ebenso gross wie die der Samen rotnerviger Pflanzen; eine Mutante kann also in einer Nachkommenschaft durch Einmischung in einem Prozentsatz von 0.1 % erscheinen, was einem normalen »Mutationsprozent« entsprechen kann. In diesem Falle wirkt also eine ungewollte Samenüberführung in dem in meinen Versuchen 1914 konstatierten Prozentsatz sehr störend. Gegen eine solche Eventualität hatte ich mich indessen dadurch geschützt, dass ich die Kasten, in denen »Mutanten«-nachkommenschaften ausgesät worden waren, durch ein breites Band von Kasten mit Kartoffelsamen, die ich gleichzeitig im Mistbeet hatte, von den Kasten mit *O. Lamarckiana* trennte. Obgleich ich mehrere Kasten mit *O. gigas* DE VRIES und meiner Riesenvariante *gigantea* hatte, konnte ich in keinem Falle in den *O. Lamarckiana*-

Nachkommenschaften diese aberranten Typen konstatieren, was zeigt, dass die Trennung effektiv gewesen war.

Die grösste Gefahr, durch die Experimentalmethode Fehler zu bekommen, liegt aber gewiss in der Weise des Aussetzens der Keimpflanzen. Von den aberranten Formen ist ja die Mehrzahl weniger lebenskräftig als *O. Lamarckiana*, einige (*albida*, *nanella*) sogar so winzig und schwach, dass sie nur durch sorgfältige Pflege am Leben zu halten sind. Es ist deshalb erstens darauf zu achten, dass man rechtzeitig die grösseren Pflanzen aussetzt, so dass die kräftigeren *Lamarckiana*-pflanzen durch schnelles Heranwachsen die schwachen Aberranten nicht verdrängen und töten. Da die Samen nicht gleichzeitig keimen, ist es weiter von grösster Wichtigkeit, dass alle Pflanzen ausgesetzt werden, auch die später aufgehenden, denn gerade unter diesen hat man oft die Mehrzahl der abweichenden Formen. So zeigten z. B. einige Deszendenzen 1913 folgende Verteilung der Aberranten auf früher und später ausgesetzte Individuen.

Nr. der Deszendenz	Anzahl früh ausgesetzter Pflanzen	Anzahl aberranter Formen unter diesen	Anzahl spät ausgesetzter Pflanzen	Anzahl aberranter Formen unter diesen
3—13	87	1	26	2
6—13	248	1	52	7
11—13	103	2	13	2
19—13	160	—	18	2
34—13	159	3	39	5
47—13	121	1	105	11
Summe	878	8 = 0.9 %	253	29 = 11.5 %

Wir erhalten also unter den früh ausgesetzten Pflanzen das »Mutationsprozent« 0.9, unter den späteren aber 11.5, also einen mehr als zehnmahl gesteigerten Prozentsatz aberranter Formen. Aus diesen Zahlen geht ja klar hervor, welche ausserordentlich falschen Werte man also in bezug auf das »Mutationsprozent« erhalten kann, wenn man nicht alle Pflanzen aussetzt, sondern nur die grössten und kräftigsten, und den Rest beseitigt. Es ist ja natürlich gar nicht möglich, die Zahlenverhältnisse der Spaltungserscheinungen bei *O. Lamarckiana* zu ermitteln, falls man nicht auch dafür sorgt, dass die in einer Deszendenz realisierten Formen auch zur Entwicklung kommen.

Die »Mutation« bei *O. Lamarckiana* kann also reicher oder ärmer ausfallen, je nach der Arbeitsweise der Forscher. Wenn man also ein grösseres oder kleineres »Mutationsprozent« als das DE VRIESSche in verschiedenen Ländern und unter verschiedenen klimatischen Bedingungen konstatiert hat, braucht dies gar nicht von den veränderten äusseren Verhältnissen abzuhängen, sondern auch die Arbeitsmethode der verschiedenen Forscher kann die Ursache weitgehender Differenzen sein.

Neulich hat HUNGER bei Kulturen von *O. Lamarckiana* in Salatiga (Java) ein »Mutationsprozent« von 8.15 % gefunden, während es in den DE VRIESSchen Kulturen durchschnittlich 1—2 % betrug. Aber diese Forscher, die beide ihre Methode in bezug auf das Auspflanzen genau geschildert haben, arbeiten sehr verschieden. Von den in den Keimschüsseln aufgegangenen Keimlingen werden von DE VRIES nach der Bildung des dritten oder vierten Blattes 60—80 in Holzkasten versetzt. Von diesen werden später 15—25 auf das freie Land ausgepflanzt. Es sind also in seinen Versuchen sehr wenige Pflanzen aus jeder Keimschüssel, die zur Reife gebracht werden. HUNGER dagegen pflanzt alle Pflanzen einer Keimschüssel aus. Die grössere »Mutabilität« in den Versuchen von HUNGER ist sehr wahrscheinlich dadurch hervorgerufen, dass er bedeutend besser für das Erhalten der konstitutionell schwächeren Aberranten gesorgt hat.

Dieselbe unbewusste und unerwünschte Selektion, die man bezüglich der aberranten Formen sehr leicht betreibt, kann auch unter verschiedenen Deszendenten innerhalb von *O. Lamarckiana* zufällig eintreten. So habe ich bei mehreren rotnervigen Deszendenten, die weissnervige Individuen abgespaltet haben, beobachtet, dass die früher ausgesetzten Pflanzen prozentisch mehr rotnervige Individuen enthalten haben als die später ausgesetzten. Macht man also nur eine Auspflanzung von den grössten Individuen und beseitigt die Reste, so verschiebt man die faktischen Zahlenverhältnisse, weil man zu viel Rotnervige und zu wenig Weissnervige unbewusst auswählt. So erhielt ich z. B. in der Deszendenz 9—14 unter den früh ausgesetzten Pflanzen 69 rotnervige und 13 weissnervige, während unter den spät ausgesetzten 67 rotnervig und 34 weissnervig waren. Die Zahlenverhältnisse der beiden Auspflanzungen weichen ja sehr stark von monohybrider Mendelspaltung ab, während die Gesamtzahl eine dergleiche Spaltung demonstriert. Dieser Selektionsprozess beruht darauf, dass die Rotnervigen eine schnellere Entwicklung, vielleicht auch eine frühere Keimung als die Weissnervigen haben, was daraus hervorgeht, dass jene früher blühen und früher die Reife erreichen als diese. Auch beim Studium eines einzigen Faktors muss man also sehr vorsichtig sein, so dass man keine ungewollte Selektion betreibt, falls dieser Faktor, wie bei der Rotnervigkeit, die ganze Konstitution der Pflanze beeinflusst.

Die geringere Vitalität der Aberranten und gewisser Typen innerhalb der *O. Lamarckiana* zwingt auch in einer anderen Hinsicht zur Vorsicht, um zuverlässige Resultate erhalten zu können. *O. Lamarckiana* ist normal eine zweijährige Pflanze, und auch unter den Kulturbedingungen behält sie diese Eigenschaft, wenn die Aussaat der Samen und das Auspflanzen der Keimlinge spät im Jahre vorgenommen wird. Wenn man aber den Samen schon Anfang März aussät und die Pflanzen Ende April oder Anfang Mai auf freies Land aussetzt, kann man sie aber leicht schon im ersten Jahre zur Blüte bringen. Auch von der Mehrzahl der Aberranten kann man auf diese Weise eine volle Entwicklung bewirken. Nur die *gigas*- und *albida*-Formen bieten einige Schwierigkeiten. Sie können aber gewöhnlich im ersten Jahre wenigstens zum Schiessen und oft zur Blüte gebracht werden, wenn es auch

kaum gelingt, reifen Samen zu erhalten. Dass es indessen sehr wichtig ist, einjährige Kulturen erhalten zu können, ist ja klar, denn sind die Aberranten im Kampfe mit den Keimpflanzen der Stammart den letzteren nicht gewachsen, so ist es ja sehr wahrscheinlich, dass sie auch an der Widerstandsfähigkeit gegen äussere ungünstige Verhältnisse diesen nachstehen. In der Tat haben auch meine Versuche dies bewiesen. In den Jahren 1912—1913 wurde ein Teil meiner Kulturen in Weibullsholm zweijährig betrieben. Von 10 Nachkommenschaften derselben Abstammung wurden 5 einjährig kultiviert, 5 zweijährig. Die ersteren ergaben viele Aberranten, die letzteren keine, und von diesen wurden auch eine grosse Menge der *Lamarckiana*-Pflanzen vernichtet. Auch innerhalb der *Lamarckiana*-Pflanzen fand eine selektive Eliminierung statt, indem die Rotnervigen gegen die Kälte resistenter als die Weissnervigen waren; während das Verhältniss zwischen Rotnervigen und Weissnervigen in den einjährigen Kulturen ungefähr 3 : 1 war, war es in den zweijährigen ungefähr 6 : 1.

Aus den obigen Erörterungen erhellt es, dass die experimentellen Bedingungen einen grossen Einfluss auf den Prozentsatz auftretender Aberranten und auf die Spaltungszahlen einer Eigenschaft bei *O. Lamarckiana* haben können. Es ist deshalb unbedingt nötig, eine »reine« Versuchsmethode zu verwenden, denn sonst werden die Störungen, die durch nicht genotypische Komplikationen erhalten werden, so gross, dass sie die wahren Spaltungsverhältnisse ganz verschleiern.

II. Das Ausgangsmaterial.

In »*Oenothera* 1912« habe ich die Frage gestreift, ob meine Ausgangspflanzen mit der *O. Lamarckiana* der DE VRIESSchen Kulturen verglichen werden könnten. Dass meine Rasse alle die für *O. Lamarckiana* charakteristischen vegetativen und floralen Eigenschaften hatte und dass sie also zu keiner anderen *Oenothera*-Art zu rechnen war, war nicht zu bezweifeln. Ob sie bezüglich gewisser quantitativer Eigenschaften einen von DE VRIES' *O. Lamarckiana* differierenden Durchschnittstypus bildete, war mir damals nicht klar, weil ich die DE VRIESSche Form in meinen Versuchen nicht blühend gehabt hatte. Zwei Rosetten, die ich 1911 aus Samen von dem Botanischen Garten in Amsterdam aufgezogen hatte, waren von denen meiner Kulturen recht abweichend. Im folgenden Jahr blühte die eine dieser Rosetten; die andere wurde während des Winters vernichtet. Die blühende Pflanze war aber keine *O. Lamarckiana*, sondern eine kleinblütige Form, die mehr an *O. biennis* erinnerte. Diese Pflanze war aus der in »*Oenoth.* 1912«, S. 95, rechts, abgebildeten Rosette gewachsen, die also keine *O. Lamarckiana*-Rosette, wie dort angegeben wird, repräsentiert. Dass auch die andere, links abgebildete Rosette keine *O. Lamarckiana* ist, ist ziemlich sicher, nachdem ich später andere Samenproben aus Amsterdam erhalten habe, die wirklich *O. Lamarckiana* gewesen sind und dieses Aussehen nicht gezeigt haben. Den Samen erhielt ich 1911 wie auch später durch den Samentausch des Bot. Gartens in Lund. Vielleicht ist eine Verwechslung bei dem Austausch gemacht, vielleicht stammen die Rosetten 1911 aus einer Kreuzung, da der Samen wohl von frei abgeblühten Pflanzen geerntet war. Jedenfalls sind die beiden erwähnten Rosetten keine *Lamarckiana*-Rosetten, weshalb der von mir gemachte Vergleich der Textfiguren 1 und 2, erstere als Typus der Rosette meiner Rasse, letztere als Typus der DE VRIESSchen, nicht richtig ist.

Sowohl 1912 als 1914 habe ich wieder *O. Lamarckiana* aus Amsterdam in meinen Kulturen gehabt. 1914 setzte ich eine Reihe Rosetten der DE VRIESSchen Rasse abwechselnd mit einer meiner weissnervigen Deszendenzen und einer meiner rotnervigen Nachkommenschaften. Sämtliche Rosetten von Amsterdam waren weissnervig und waren von den weissnervigen Rosetten meiner Rasse nicht zu unterscheiden; sie zeigten ganz dasselbe Durchschnittsaussehen. Auch die blühenden Pflanzen waren nicht zu unterscheiden. Die früher von mir in bezug auf die Fig-

mentierung der Knospen und der Früchte und die Blütengrösse vermutete Differenz, die ich aus einem Vergleich der Beschreibungen DE VRIES' von seinen Pflanzen mit den betreffenden Eigenschaften meiner Rasse schloss, war bei einem direkten Vergleich an den nebeneinander wachsenden Pflanzen der beiden Rassen nicht zu beobachten. Die weissnervigen Pflanzen der beiden Rassen repräsentierten also ganz denselben Durchschnittstypus. Von ihnen wichen die rotnervigen Pflanzen nicht nur bezüglich der Nervenfarbe ab, sondern sie differierten in mehreren Eigenschaften und bildeten einen ziemlich ausgeprägten Phaenotypus, was ich unten ausführlicher erörtern werde, der jedoch nicht so stark abwich, dass er das einheitliche Durchschnittsaussehen einer grösseren Kultur störte.

Betreffs der Herkunft meiner Rasse ist nicht viel bekannt. Ich fand sie in einem Garten in Almaröd (im südlichen Schonen). *O. Lamarckiana* wird in Schweden von dem Gartenverein zu Göttenburg verkauft, und es ist wohl wahrscheinlich, dass die in Almaröd gefundenen Pflanzen ursprünglich aus Samen dieser Bezugsquelle abstammten. Bei Anfrage des Gartenvereins über die Herkunft des Samens der *O. Lamarckiana*, der von ihm verkauft wird, erhielt ich die Antwort, dass er aus Erfurt und Quedlinburg gekommen war. Auch der ursprüngliche Samen der DE VRIESschen Rasse stammt aus Erfurt (148, S. 19), weshalb es wohl als ziemlich sicher angesehen werden kann, dass die *O. Lamarckiana* aus Almaröd und die aus Hilversum denselben Ursprung haben. Da aber Rosetten von Garten zu Garten versetzt worden sind, wie ich konstatiert habe, kann natürlich eine unbewusste Reinzüchtung des ursprünglichen Materials stattgefunden haben, speziell da oft nur eine oder ein paar Rosetten in einen anderen, weit entfernten Garten versetzt worden sind.

Später habe ich *O. Lamarckiana* auch anderen Ursprungs in meine Kulturen aufgenommen. Kurz nachdem DE VRIES durch seine Untersuchungen die Aufmerksamkeit auf die Pflanze gelenkt hatte, fand sie Prof. BENGT LIDFORSS verwildert in einem Kirchhof in Malmö (Schonen). Er nahm sie während einiger Jahre in Kultur, als aber seine ausgedehnten *Rubus*-Versuche später seine ganze Zeit und sein ganzes Experimentalfeld in Anspruch nahmen, hörten seine Versuche mit *Oenothera* auf.¹ Die Pflanze ist auf dem erwähnten Fundorte noch jetzt zu finden. 1912 wurde hier Samen einer einzigen weissnervigen Pflanze eingesammelt, weil ich die Variabilität dieser Rasse mit der aus Almaröd zu vergleichen wünschte. Phaenotypisch stimmten auch diese beiden Rassen vollkommen überein.

¹ Nach mündlicher Mitteilung fand LIDFORSS wenigstens ein Dutzend abweichender Formen, von denen die Mehrzahl mit keiner der DE VRIESschen Formen als identisch zu betrachten war. Auch DE VRIES, der blühendes Material von LIDFORSS erhielt, konnte sie nicht mit seinen »Mutanten« identifizieren.

III. Die Herkunft der *O. Lamarckiana*.

O. Lamarckiana zeigt, wo sie nicht die Gelegenheit hat, sich mit anderen Arten zu kreuzen, einen sehr einheitlichen Durchschnittstypus. Das betrifft sowohl die Hilversum-Rasse wie meine beiden Rassen aus Almaröd und Malmö. Natürlich kann man, wo *O. Lamarckiana* zusammen mit anderen Arten wächst, eine transgredierende Variabilität zwischen den Arten finden, weil Kreuzungen stattgefunden haben. So haben z. B. BAILEY, MAC DOUGAL, GATES, DE VRIES und DAVIS über eine *Oenothera*-Population von Lancashire (England) berichtet, die aus *O. grandiflora*, *biennis*, *Lamarckiana* und Kombinationsformen dieser Arten zusammengesetzt ist. BOULENGER berichtet über einen *Oenothera*-Bestand von La Grande St. Cast in der Bretagne, wo eine Reihe von Formen wachsen, die zwischen *O. Lamarckiana* und *O. biennis* transgredieren. Über ähnliche Fälle hat DE VRIES von den Dünen in der Nähe von Zandvoort und SCHOUTEN von Santpoort nahe Haarlem berichtet. Ursprünglich wild wachsende Bestände von dem Typus der DE VRIESschen *O. Lamarckiana* hat man niemals gefunden, weder in Europa noch in Amerika. DAVIS berichtet über eine wild wachsende (oder verwilderte) *Oenothera* aus Santa Cruz (Kalifornien), die zu ungefähr $\frac{1}{3}$ *Lamarckiana*-ähnliche Rosetten gab, zu $\frac{2}{3}$ eine schmalblättrigere Form und Zwischenformen der beiden extremen Typen (28, S. 150). Diese bunte Nachkommenschaft deutet auf eine gekreuzte Aszendenz hin.

DAVIS meint auch, dass *O. Lamarckiana* niemals in Amerika eine Komponente der heimischen Flora gebildet hat. Für die entgegengesetzte Ansicht führt DE VRIES die Tatsache an, dass es in MICHAUXS Herbarium (Paris) eine Pflanze gibt, die als *O. Lamarckiana* betrachtet werden muss (150, S. 356). Sie ist in den östlichen Staaten von Nordamerika gesammelt, wo MICHAUX während 12 Jahre im achtzehnten Jahrhundert Forschungsreisen ausführte. — DAVIS meint indessen, dass sowohl diese Pflanze als das eine Exemplar der *O. Lamarckiana* in LAMARCKS Herbarium zu *O. grandiflora* zu rechnen sind. Ein anderes Exemplar in LAMARCKS Herbarium ist zu der europäischen *O. biennis* zu zählen, ein drittes nicht bestimmbar. DE VRIES identifiziert aber das erst genannte der Typenexemplare von LAMARCK mit seiner Rasse von *O. Lamarckiana*.

Was nun die Herkunft der *O. Lamarckiana* aus Hilversum betrifft, erwähnt DE VRIES, dass sie aus Samen von einer Handelsgärtnerei in Erfurt her stammt, die sie gewiss von Carter & Co in London erhalten hat.

Auf englischer Herkunft hat DAVIS ein Herbariumexemplar (von dem Jahre 1862) in dem Museum der Harvard Universität, das zweifellos *O. Lamarckiana* ist, zurückgeführt. In England haben wir aber, wie oben erwähnt, in Lancashire wild wachsende Oenotheren, die dort wenigstens seit einem Jahrhundert sich eingebürgert haben. Die hier vorkommenden Bestände hören dem Formenkreis *grandiflora* — *biennis* — *Lamarckiana* an. Durch experimentelle Versuche hat nun indessen DAVIS gezeigt, dass man aus der Kreuzung *O. grandiflora* $\times$ *biennis* (die europäische Form) Formen erhalten kann, die *O. Lamarckiana* ähnlich sind. Dass also *O. Lamarckiana* durch Kreuzung der in Lancashire wild wachsenden Arten *O. biennis* und *grandiflora* entstanden ist und hier für Carter & Co wegen ihrer schönen Blüten eingesammelt worden ist, scheint ein nahe liegender Schluss zu sein. Carter & Co geben an, dass ihre *Oenothera* aus Texas stammt, was DAVIS für unwahrscheinlich hält. Auch DE VRIES schliesst sich der DAVISSchen Ansicht über die Herkunft der Carterschen *O. Lamarckiana* an, meint indessen, dass die verwilderten Oenotheren in Lancashire aus Samen stammen, die von MICHAUX aus Amerika eingeführt sind und aus denen auch die Pflanzen stammen, die im Botanischen Garten zu Paris von LAMARCK kultiviert wurden, und die LAMARCK als Typenexemplare bei seiner Beschreibung der Pflanze dienten.

Es ist ja offenbar, dass die Herkunft der *O. Lamarckiana* noch im Dunkeln liegt, so dass die Lösung ihrer Variabilitätserscheinungen, wenn sie von der Klärung dieser Frage abhinge, fast unmöglich wäre. Glücklicherweise hat dies für die Variabilitätsfrage gar keine Bedeutung. Denn ebenso wenig wie man nach dem Ursprung der Hühnerrassen oder des Löwenmauls fragt, wenn man ihre Erbliehkeitsverhältnisse ermitteln will, ebensowenig ist es notwendig, die Herkunft der *Oenothera Lamarckiana* zu kennen, um ihre Variabilität klarzulegen.

Von besonderer Wichtigkeit ist es indessen, die erbliche Konstitution der *O. Lamarckiana*, wie die Art vorliegt, kennen zu lernen. Ich habe schon erwähnt, dass sie einen sehr einheitlichen Durchschnittstypus bildet, wenn man einen Bestand der Art betrachtet. Dies hat auch DE VRIES zu der Behauptung veranlasst, dass *O. Lamarckiana* eine Elementarart mit nur »fluktuierender«, nicht erblicher Variabilität sei. Entstehen also aus dieser einheitlichen Art abweichende Formen, so muss die Ursache dieser Erscheinung sein, dass die erbliche Konstitution der Art verändert worden ist.

Dieser Schluss ist aber nur berechtigt, falls *O. Lamarckiana* wirklich einen Genotypus repräsentiert. Dass dies nicht der Fall ist, habe ich schon in »*Oenothera* 1912« gezeigt, und mit dieser Konstatierung ist die Möglichkeit gegeben, die »Mutanten« als Neukombinanten differenter Eigenschaften innerhalb der Art zu erklären. Auch GATES und DAVIS treten für die Polymorphie der Art ein (60, 64, 23).

Nur eine qualitative Differenz habe ich innerhalb von *O. Lamarckiana* gefunden, nämlich rote oder weisse Farbe der Blattnerven. Dieser Differenz habe ich speziell meine Aufmerksamkeit gewidmet, um zu entscheiden, ob Mendelspaltung hier vorliege und weiter, ob die Spaltung einfach oder kompliziert sei.

IV. Der Faktor für Rotnervigkeit.

1. Die morphologische Wirkung des Farbfaktors in den Blattnerven.

Die Differenz der Nervenfarbe bei *O. Lamarckiana* betrifft die Oberseite des Blattnerves. Sie ist eine klar diskontinuierliche, weshalb die Klassifizierung in rot- und weissnervige Individuen keine Schwierigkeit bietet. Bei den ganz jungen Rosetten ist die Differenz noch nicht zu sehen, bei ausgewachsenen Rosetten jedoch ebenso deutlich markiert wie in den Blättern des Stengels. Im Spätherbst verliert sich die Farbe in dem Blattnerve; die rot- und weissnervigen sind aber auch in diesem Stadium dadurch zu unterscheiden, dass die Basis des Blattstiels, speziell an der Unterseite, braunrot gefärbt ist.

Bei der Mehrzahl der Kombinant¹ verhält sich die betreffende Differenz so wie bei *O. Lamarckiana*. Eine Ausnahme bildet indessen die Riesenkombination, die ich unten als den *gigantea*-Typus bezeichnet habe und die in »*Oenothera* 1912» Komb. 7 genannt wurde. Hier liegen deutliche Gradationen der Intensität der Rotfärbung vor, so dass die Differenz der Nervenfarbe nicht scharf diskontinuierlich wird. Wenn man nicht die Rosetten in verschiedenen Stadien der Entwicklung beobachtet, kann es in einigen Fällen Schwierigkeiten bieten zu entscheiden, ob eine Rosette zur einen oder anderen Klasse zu rechnen ist. Bei den weissnervigen Riesentypen, z. B. der DE VRIESschen *gigas*, tritt anderseits auch eine schwache, braungelbe Pigmentierung auf, besonders in dem Blattstiel schmalblättriger Formen.

2. Das Experimentalmaterial in bezug auf die Nervenfarbe.

Schon in »*Oenothera* 1912» habe ich hervorgehoben, dass die Rotnervigkeit eine mendelnde Eigenschaft ist, denn die rotnervigen Pflanzen spalten weissnervige ungefähr im Verhältnis 3:1 ab, und die weissnervigen Individuen sind konstant. Während der Jahre 1912—1914 habe ich das Verhalten dieser Eigenschaft verfolgt, teils innerhalb der *O. Lamarckiana* bei Selbstbestäubung und Kreuzung, teils bei den Kombinant¹ und ihren Kreuzungen unter sich oder mit *O. Lamarckiana*.

¹ Da ich die Ansicht vertrete, dass die aberranten Phänotypen der *O. Lamarckiana* durch Neukombination entstehen, ist es natürlich unrichtig, das Wort »Mutante» für sie zu verwenden, weshalb ich es auch gegen »Kombinante» austausche (Vgl. *Oenothera* 1912, S. 121).

Die Tabelle I gibt eine Übersicht meiner Resultate. Von den kleinen Deszendenzen 1911 sind nur diejenigen aufgenommen, die als Ausgangspunkte für weitere Versuche gewählt sind. Für diese Deszendenzen ist in einigen Fällen die Anzahl der Individuen in »*Oenothera* 1912» und hier verschieden, was darauf beruht, dass seit 1911 mehr Samen gekeimt haben, so dass ich noch einige Pflanzen erhalten habe. Die Deszendenzen sind nach der Verwandtschaft in Gruppen summiert. Da sowohl die Feldnummer einer Deszendenz als die ihrer P-Deszendenz angegeben ist, ist die Verwandtschaft leicht zu ermitteln. Die letzte Zahl der Feldnummer bezeichnet das Jahr, wo die Deszendenz angebaut wurde. — Die Rottnergigkeit wird R, die Weissnergigkeit r bezeichnet.

TABELLE I.

A. Reinkulturen und Kreuzungen $R \times R$ oder $r \times r$ von *O. Lamarckiana*.

Nr in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfarbe der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
1	—	r	7—11	14	—	14	0 : 1
2	7—11	r	2—12	43	—	43	0 : 1
3	7—11	r	3—12	3	—	3	0 : 1
4	3—12	r	2—13	110	—	110	0 : 1
Summe				170		170	0 : 1
5	—	R	5—11	30	27	3	9 : 1
6	5—11	R	9—12	24	20	4	5 : 1
7	5—11	R	11—12	26	21	5	4,2 : 1
8	5—11	R	12—12	65	46	19	2,4 : 1
9	5—11	R	13—12	40	29	11	2,6 : 1
10	5—11	R	14—12	36	23	13	1,8 : 1
11	5—11	R	15—12	33	25	8	3,1 : 1
12	5—11	R	16—12	18	15	3	5 : 1
13	5—11	R	17—12	53	37	16	2,3 : 1
14	5—11	R	18—12	28	17	11	1,5 : 1
15	5—11	R	21—12	69	48	21	2,3 : 1
16	14—12	R	1—14	16	11	5	2,2 : 1
Summe				438	319	119	2,7 : 1
17	5—11	r	19—12	5	—	5	0 : 1
18	19—12	r	32—13	145	—	145	0 : 1
19	$19/1 \times 19/8-12$	$r \times r$	33—13	52	—	52	0 : 1
20	$19/2 \times 19/8-12$	$r \times r$	34—13	159	—	159	0 : 1
21	$19/3 \times 19/4-12$	$r \times r$	35—13	47	—	47	0 : 1
22	15—12	r	4—14	64	—	64	0 : 1
23	34—13	r	45—14	175	—	175	0 : 1
24	34—13	r	49—14	150	—	150	0 : 1
25	34—13	r	53—14	64	—	64	0 : 1
26	34—13	r	55—14	149	—	149	0 : 1
27	34—13	r	56—14	165	—	165	0 : 1
28	34—13	r	57—14	201	—	201	0 : 1
29	$34/16 \times 34/14-13$	$r \times r$	46—14	64	—	64	0 : 1
30	$34/16 \times 34/13-13$	$r \times r$	47—14	62	—	62	0 : 1
31	$34/16 \times 34/12-13$	$r \times r$	48—14	57	—	57	0 : 1
32	$34/14 \times 34/13-13$	$r \times r$	50—14	42	—	42	0 : 1
33	$34/14 \times 34/12-13$	$r \times r$	51—14	51	—	51	0 : 1
34	$34/14 \times 11/46-13$	$r \times r$	52—14	62	—	62	0 : 1

Nr in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfarbe der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
35	$34/18 \times 34/18 - 13$	r × r	54—14	72	—	72	0 : 1
36	32—13	r	32—14	83	—	83	0 : 1
37	32—13	r	33—14	101	—	101	0 : 1
38	32—13	r	34—14	58	—	58	0 : 1
39	32—13	r	35—14	211	—	211	0 : 1
40	32—13	r	36—14	236	—	236	0 : 1
Summe				2475	—	2475	0 : 1
41	—	R × R	12—11	12	7	5	1,4 : 1
42	12—11	R	8—12	141	98	43	2,3 : 1
43	12—11	R	9—13	35	27	8	3,4 : 1
44	8—12	R	3—13	112	91	21	4,3 : 1
45	8—12	R	4—13	141	103	38	2,7 : 1
46	8—12	R	5—13	37	29	8	3,6 : 1
Summe				478	355	123	2,9 : 1
47	12—11	r	11—13	116	—	116	0 : 1
48	11—13	r	26—14	101	(1)	100	gewiss ¹
49	11—13	r	29—14	62	—	62	0 : 1
50	11—13	r	30—14	168	—	168	0 : 1
51	11—13	r	31—14	32	—	32	0 : 1
52	$11/46 \times 6/165 - 13$	r × r	27—14	27	—	27	0 : 1
53	8—12	r	6—13	301	—	301	0 : 1
54	8—12	r	7—13	3	—	3	0 : 1
55	8—12	r	8—13	42	—	42	0 : 1
56	$6/105 \times 8/1 - 13$	r × r	85—14	39	—	39	0 : 1
57	$6/105 \times 34/18 - 13$	r × r	86—14	25	—	25	0 : 1
				916	(1)	915	0 : 1
58	—	R × R	V—11	9	7	2	3,5 : 1
59	V—11	R	67—12	61	45	16	2,8 : 1
60	V—11	R	68—12	238	176	62	2,8 : 1
61	V—11	R	71—12	17	16	1	16 : 1²
62	V—11	R	72—12	18	15	3	5 : 1²
63	V—11	R	73—12	212	149	63	2,4 : 1
64	V—11	R	74—12	33	31	2	15,5 : 1
65	V—11	R	75—12	51	43	8	5,4 : 1²
66	V—11	R	76—12	100	69	31	2,2 : 1
67	71—12	R	11—14	194	148	46	3,2 : 1
68	71—12	R	12—14	110	86	24	3,6 : 1
69	71—12	R	13—14	109	72	37	1,9 : 1
70	71—12	R	15—14	57	38	19	2 : 1
71	75—12	R	17—14	88	54	34	1,6 : 1
72	75—12	R	18—14	127	92	35	2,6 : 1
Summe				1338	967	371	2,7 : 1
73	V—11	r	69—12	150	—	150	0 : 1
74	V—11	r	70—12	201	—	201	0 : 1
75	71—12	r	14—14	310	(1)	309	gewiss ³
76	75—12	r	16—14	19	—	19	0 : 1
Summe				680	(1)	679	0 : 1

¹ Siehe S. 5 und 30.² Die Individuen der fettgedruckten Deszendenzen sind in der Summe nicht aufgenommen.
Über die Ursache siehe S. 19—24.³ Siehe S. 5 und 30.

Nr in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfarbe der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
77	A—13	R	8—14	189	122	67	1,8 : 1
78	B—13	R	9—14	184	136	48	2,8 : 1
79	A × B—13	R × R	10—14	95	67	28	2,4 : 1
Summe				468	325	143	2,3 : 1
80	—	R × R	18—11	8	6	2	3 : 1
81	18—11	R	5—14	167	127	40	3,2 : 1
				175	133	42	3,2 : 1
82	—	R × R	20—11	14	11	3	3,7 : 1
83	20—11	R	1—13	255	200	55	3,6 : 1
Summe				269	211	58	3,6 : 1
84	—	r	8—11	21	—	21	0 : 1
85	8—11	r	6—14	40	—	40	0 : 1
Summe				61		61	0 : 1
86	Aus Malmö 1912	r	47—13	126	—	126	0 : 1
87	47—13	r	23—14	119	—	119	0 : 1
88	47—13	r	24—14	88	—	88	0 : 1
89	47—13	r	25—14	117	—	117	0 : 1
Summe				450		450	0 : 1

TABELLE I.

B. Nachkommenschaften der Kombinanten. Kreuzungen von der Verbindung $R \times R$ und $r \times r$ zwischen den Kombinanten oder zwischen Kombinate und *Lamarckiana*. Nachkommenschaften dieser Kreuzungen.

Rubrisepala.

Nr in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfarbe der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
90	26—13	R	78—14	55	38	17	2,2 : 1
91	12—13	R	89—14	95	66	29	2,3 : 1
Summe				150	104	46	2,3 : 1
92	23—13	r	71—14	82	—	82	0 : 1
93	12—13	r	88—14	73	—	73	0 : 1
94	12—13	r	90—14	84	—	84	0 : 1
Summe				239		239	0 : 1
<i>Rubrisepala</i> × <i>Lamarckiana</i> .							
95	48—12	R	24—13	157	142	15	9,5 : 1 ¹
96	48—12	R	26—13	356	265	91	2,9 : 1
97	24—13	R	3—14	26	21	5	4,2 : 1
Summe				382	286	96	3,0 : 1

¹ Deszendenz in der Summe nicht mitgerechnet. Siehe S. 20—21.

Nr in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfarbe der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
98	48—12	r	21—13	102	—	102	0 : 1
99	48—12	r	25—13	48	—	48	0 : 1
100	48—12	r	27—13	23	—	23	0 : 1
101	48—12	r	28—13	125	—	125	0 : 1
102	21—13	r	66—14	25	—	25	0 : 1
103	28—13	r	19—14	176	(2)	174	gewiss ¹ 0 : 1
104	28—13	r	20—14	146	—	146	0 : 1
105	28—13	r	21—14	249	—	249	0 : 1
106	28—13	r	22—14	277	—	277	0 : 1
107	$\frac{48}{88} \times \frac{19}{8} - 12$	r × r	29—13	105	—	105	0 : 1
108	$\frac{23}{50} \times \frac{11}{46} - 13$	r × r	77—14	74	—	74	0 : 1
Summe				1350	(2)	1348	0 : 1
<i>Rubrisepala</i> × <i>pallida</i> .							
109	$\frac{26}{22} \times \frac{23}{23} - 13$	R × R	81—14	41	25	16	1,6 : 1
<i>Rubrisepala</i> × <i>rubricalyx</i> .							
110	$\frac{23}{50} \times \frac{52}{1} - 13$	r × r	72—14	50	—	50	0 : 1
<i>Rubrisepala</i> × <i>dependens</i> .							
111	$\frac{23}{50} \times \frac{21}{9} - 13$	r × r	73—14	67	—	67	0 : 1
<i>Pallida</i> .							
112	23—13	R	67—14	4	3	1	3 : 1
113	29—13	r	103—14	38	—	38	0 : 1
<i>Pallida</i> × <i>Lamarckiana</i> .							
114	$\frac{28}{28} \times \frac{24}{32} - 13$	R × R	70—14	32	25	7	3,6 : 1
<i>Dependens</i> .							
115	8—11	r	15—13	14	—	14	0 : 1
116	4—12	r	63—14	22	—	22	0 : 1
117	21—13	r	64—14	60	—	60	0 : 1
Summe				96		96	0 : 1
<i>Lamarckiana</i> × <i>dependens</i> .							
118	$\frac{8}{2} \times \frac{8}{8} - 11$	r × r	4—12	29	—	29	0 : 1
119	$\frac{4}{1} \times \frac{4}{2} - 12$	r × r	59—14	2	—	2	0 : 1
120	$\frac{4}{1} \times \frac{4}{8} - 12$	r × r	60—14	4	—	4	0 : 1
121	$\frac{4}{1} \times \frac{4}{4} - 12$	r × r	61—14	98	—	98	0 : 1
122	$\frac{4}{1} \times \frac{4}{5} - 12$	r × r	62—14	35	—	35	0 : 1
123	4—12	r	58—14	7	—	7	0 : 1
124	$\frac{21}{7} \times \frac{21}{9} - 13$	r × r	65—14	67	—	67	0 : 1
Summe				242		242	0 : 1

¹ Siehe S. 5 und 30.

Nr in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfärbung der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
<i>Lata</i> × <i>Lamarckiana</i> .							
125	$\frac{8}{5} \times \frac{3}{8} - 11$	r × r	7—12	3	—	3	0 : 1
126	6—12	r	17—13	178	—	178	0 : 1
127	$\frac{6}{1} \times \frac{7}{8} - 12$	r × r	18—13	118	—	118	0 : 1
128	7—12	r	19—13	63	—	63	0 : 1
129	$\frac{7}{8} \times \frac{6}{1} - 12$	r × r	20—13	86	—	86	0 : 1
130	$\frac{34}{15} \times \frac{34}{14} - 13$	r × r	40—14	16	—	16	0 : 1
131	$\frac{34}{15} \times \frac{34}{18} - 13$	r × r	41—14	37	—	37	0 : 1
132	$\frac{34}{15} \times \frac{34}{12} - 13$	r × r	42—14	13	—	13	0 : 1
133	$\frac{34}{15} \times \frac{32}{54} - 13$	r × r	43—14	24	—	24	0 : 1
Summe				538		538	0 : 1
<i>Lata</i> × <i>dependens</i> .							
134	$\frac{8}{4} \times \frac{8}{18} - 11$	r × r	14—13	1		1	0 : 1
<i>Lata</i> × <i>rubripala</i> .							
135	$\frac{34}{15} \times \frac{23}{50} - 13$	r × r	44—14	37		37	0 : 1
<i>Undulata</i> .							
136	12—11	R	13—13	43	28	15	1,9 : 1
<i>Lamarckiana</i> × <i>undulata</i> .							
137	$\frac{12}{11} \times \frac{12}{8} - 11$	R × R	10—13	4	1	3	0,33 : 1
138	12—13	R	94—14	111	89	22	4 : 1
139	12—13	R	96—14	42	28	14	2 : 1
Summe				157	118	39	3 : 1
140	12—13	r	91—14	129	—	129	0 : 1
141	12—13	r	92—14	122	—	122	0 : 1
142	12—13	r	95—14	99	—	99	0 : 1
Summe				350		350	0 : 1
143	34—13	r	97—14	14	—	14	0 : 1
144	32—13	r	98—14	104	—	104	0 : 1
Summe				118		118	0 : 1
<i>Excelsa</i> .							
145	34—12	r	99—14	2	—	2	0 : 1
146	32—13	r	100—14	1	—	1	0 : 1
Summe				3		3	0 : 1
<i>Curta</i> .							
147	16—13	R	104—14	34	22	12	1,8 : 1
<i>Obscura</i> .							
148	16—13	R	105—14	17	12	5	2,4 : 1
<i>Crispa</i> .							
149	30—13	R	102—14	79	59	20	3 : 1

Aus den Tabellen ist sogleich ersichtlich, dass die Spaltung sich einer monohybriden Mendelspaltung nähert. Die Zahlenverhältnisse liegen grösstenteils zwischen 2:1 und 3:1. Einige bedeutende Abweichungen kommen indessen vor, da wir gar zu hohe Zahlen für die Rotnervigen finden. Auf eine nähere Diskussion der monohybriden Zahlenverhältnisse komme ich unten zurück und behandle zuerst die Zahlenverhältnisse, die von einer monohybriden Spaltung stark differieren.

3. Von einer monohybriden Spaltung abweichende Zahlenverhältnisse und ihre Erklärung.

Durch äussere Faktoren bedingte Abweichungen.

Ein von monohybrider Spaltung stark abweichendes Zahlenverhältnis erwähnte ich schon in »*Oenothera* 1912« (S. 101). Die Deszendenz 5—11 ergab nämlich die Spaltung 25:3. 1912 keimten noch zwei Samen, im ganzen erhielt ich also 27 Rotnervige:3 Weissnervigen, was ja das Verhältnis 9:1 ist. Ich wies 1912 darauf hin, dass auch hier möglicherweise eine polymere Spaltung vorlag, weil die Spaltung bei der Riesenkombinante 7 kaum anders zu deuten war. Gleichzeitig betonte ich indessen, dass nur durch weitere Versuche die Frage zu entscheiden war.

Zwecks weiterer Analyse wurden 9 rotnervige und 1 weissnerviges Ind. der betreffenden Deszendenz geselbstet. Die Nachkommenschaften bilden Nr. 6—15, Tab. I. Wie man sieht, zeigt keine der Nachkommenschaften eine Spaltung, die als ein Ausdruck des Zahlenverhältnisses 15:1 betrachtet werden kann, während zu erwarten war, dass die eine Hälfte dihybrid spalten sollte. Die Zahlenverhältnisse aller Nachkommenschaften liegen innerhalb der Grenze des mittleren Fehlers für eine Plusabweichung des Verhältnisses 3:1. Das abweichende Verhältnis 9:1 in der Deszendenz 5—11 ist also nicht auf dihybride Spaltung zweier gleichsinniger Faktoren für Rotnervigkeit zurückzuführen, sondern ist nur eine extrem modifizierte monohybride Spaltung. Die Ursache der Verschiebung des Zahlenverhältnisses zu Gunsten der Rotnervigen ist wahrscheinlich folgende. In sämtlichen Kulturen 1911 keimten die Samen sehr schlecht, was ich, da ich später recht gute Keimung erhalten habe, darauf zurückführe, dass die Bewässerung der Keimschüsseln, die nicht von mir selbst ausgeführt wurde, oft mangelhaft war. Es ist deshalb möglich, dass die Samen der Rotnervigen, die nach einigen in der Samenkontrolle Weibullsholms ausgeführten Versuchen schneller als die Samen der Weissnervigen zu keimen scheinen, in dem Topfe, wo 5—11 ausgesät worden war, bei einer mangelhaften Bewässerung und daraus folgender Dürre der oberen Erdschicht so weit gekeimt gewesen sind, dass ihre Keimwurzeln schon wasserreichere untere Schichten erreicht haben, während die Samen der Weissnervigen eben ausgekeimt sind und deshalb vertrocknet sind.

In den Deszendenzen aus V—1911 (Nr. 58—72, Tab. I) finden wir auch einige von einer monohybriden Spaltung stark abweichende Zahlenverhältnisse (Nr. 61, 62, 64, 65), obgleich hier die P-Deszendenz monohybrid gespalten hat. Die Erklä-

rung der Abweichung für Nr. 61, 62 und 65 habe ich schon oben (S. 8) gegeben. Gerade diese Deszendenzen wurden nämlich so spät ausgesetzt, dass die Pflanzen zweijährig wurden. Die weissnervigen Individuen sind offenbar weniger winterfest als die rotnervigen und sind deshalb in grösserem Prozentsatz als diese ausgewintert. Die aus Nr. 61 und 65 aufgezogenen Deszendenzen (Nr. 67—72) zeigen auch kein Defizit an Rezessiven. Nr. 64 wurde indessen einjährig angebaut, zeigt jedoch eine sehr grosse Abweichung. Auch diese ist sehr wahrscheinlich auf ungewollte Selektion zurückzuführen. Der Samen dieser Deszendenz wurde in Lund ausgesät, wo ich auch beabsichtigt hatte, die Pflanzen auszusetzen. Da es aber in meinen kleinen Zuchtgarten dort an Platz fehlte, transportierte ich den Topf nach Weibullsholm, wo er stehen blieb, bis die Pflanzen zu grossen Rosetten herangewachsen waren. Dass die am schnellsten keimenden Rotnervigen unter diesen Umständen die später entwickelten Weissnervigen verdrängt haben, ist ja jedenfalls ein naheliegender Schluss.

Durch genotypische Komplikationen bedingte Abweichungen der monohybriden Spaltung.

In der Tabelle I B treffen wir in einer Deszendenz der Kreuzung *rubrisepala* × *Lamarckiana* (Nr. 95) ein von einer monohybriden Spaltung sehr abweichendes Zahlenverhältnis. Die Spaltungszahl ist hier 142:15, während man auf das Verhältnis 3:1 berechnet die Spaltung 117,75:39,25 ± 5,43 erwarten sollte. Die Abweichung ist also mehr als viermal grösser als der mittlere Fehler. Das Zahlenverhältnis nähert sich mehr einer dihybriden polymeren Spaltung. Die Abweichung kann nicht auf eine zu geringe Individuenzahl zurückgeführt werden und über abweichende Kulturbedingungen habe ich nichts notiert. Sie sind gewiss dieselben gewesen wie die der Schwesterdeszendenz Nr. 96, die monohybrid spaltet (265:91; erwartet 267:89).

Die betreffende Deszendenz stammte wie erwähnt aus einer Kreuzung. Diese ist glücklicherweise so ausgeführt, dass sie eine weitere Diskussion des Zahlenverhältnisses zulässt. Die Mutterpflanze war eine weissnervige *rubrisepala*, die Vaterpflanze eine heterozygot rotnervige *Lamarckiana*, weshalb die Kreuzung gleichzeitig eine Analyse der Gametenbildung der Vaterpflanze ist. F₁ zeigte die Spaltung 40 Rotnervige:36 Weissnervigen, was ja gut mit dem monohybriden Verhältnis 1:1 übereinstimmt. Die Vaterpflanze der Kreuzung gehörte der Deszendenz 5—11 an, die anfangs als zweifaktoriell verdächtig war, in ihren sämtlichen Deszendenzen aber monohybrid gespalten hat (vgl. S. 19). Die Nachkommenschaft der Vaterpflanze habe ich auch aufgezogen; man findet sie unter Nr. 6 der Tabelle I. Die Spaltungszahl 20:4 liegt innerhalb der Grenze des mittleren Fehlers einer monohybriden Spaltung (erwartet 18:6 ± 2,12). Sowohl die Gamolyse der Vaterpflanze als ihre Nachkommenschaft zeigt, dass sie eine monohybride Heterozygote in bezug auf die Rotnervigkeit gewesen ist.

Da trotz dessen in der F_2 -Deszendenz Nr. 95 eine anscheinend dihybride Spaltung stattfindet, wäre es natürlich wichtig, die Nachkommenschaft mehrerer Pflanzen dieser Deszendenz zu verfolgen, um die hybridologische Auflösung der Spaltung klarzulegen. Erst anfangs September wurde indessen die Untersuchung der Spaltung von Nr. 95 vorgenommen. Um zu versuchen, trotz der späten Jahreszeit reife Samen zu erhalten, selbstete ich einige Blüten der Hauptinfloreszenz mehrerer Pflanzen, schnitt alle die unten sitzenden, schon ausgebildeten Früchte und alle Infloreszenzen der Nebenzweig und Seitenzweige der Pflanzen weg, um die Nahrungszufuhr der zurückgelassenen Blüten zu steigern und die Reife zu beschleunigen. Schon anfangs October setzten aber Nachfröste ein, die den noch nicht reifen Samen zerstörten. Nur eine einzige Pflanze lieferte einige keimfähige Samen. Die Nachkommenschaft dieser Pflanze (Nr. 97) spaltete in 21 Rotnervige : 5 Weissnervigen, welches Verhältnis monohybrid ist (erwartet $19,5 : 6,5 \pm 2,21$).

Noch eine rotnervige Pflanze von Nr. 95 (Feldnummer $^{24}/_{32}$ —13) habe ich untersucht, indem ich ihre Gametenbildung durch Kreuzung analysiert habe. Mit ihrem Pollen wurde nämlich eine rotnervige und eine weissnervige Pflanze befruchtet, also die Kreuzungen $R \times R$ und $r \times R$ ausgeführt. Jene Kreuzung (Nr. 114) ergab die Spaltung 25 : 7, was man ja als einen Ausdruck des Verhältnisses 3 : 1 deuten könnte, dieser (Nr. 154) 49 : 23, also die unerwartete Spaltung 2 : 1 statt 1 : 1. Vielleicht liegt aber hier die Erklärung der Unregelmässigkeiten der Deszendenz Nr. 95.

Nehmen wir nämlich an, dass die Gametenbildung der Mutterpflanze der Nr. 95 auf dieselbe Weise stattfand wie sie bei $^{24}/_{32}$ vorzugehen scheint, nämlich dass doppelt so viel R-Gameten als r-Gameten gebildet werden, so erhalten wir folgendes Schema bei Selbstbefruchtung.

	R	R	r
R	RR	RR	Rr
R	RR	RR	Rr
r	Rr	Rr	rr

Wir müssen also die Spaltung 8 : 1 erhalten. Mit diesem Zahlenverhältnis stimmt die gefundene Spaltung für Nr. 95, die 142 : 15 war, sehr gut überein. Die theoretisch berechnete Zahl ist nämlich 139,56 : 17,44.

Aber stimmt das Resultat der anderen erwähnten Kreuzung, wo dieselbe Pflanze, $^{34}/_{32}$ —13, Pollenpflanze war, mit der hier gegebenen Erklärung überein? Sowohl die Mutter- als die Vaterpflanze waren hier rotnervig. Die Mutterpflanze war die später zu erwähnende Kombinuante *pallida*. Sie lieferte in der Nachkommenschaft nur 4 Pflanzen (Nr. 112 der Tab. I), und diese spalteten im Verhältnis 3 : 1. Nehmen wir also an, dass diese Pflanze wie normal die Gametenbildung 1 : 1 hat, so erhalten wir, wenn wir sie mit $^{34}/_{32}$ kreuzen, die ihre Gameten im Verhältnis 2 : 1 bildet, folgendes Kombinationsschema.

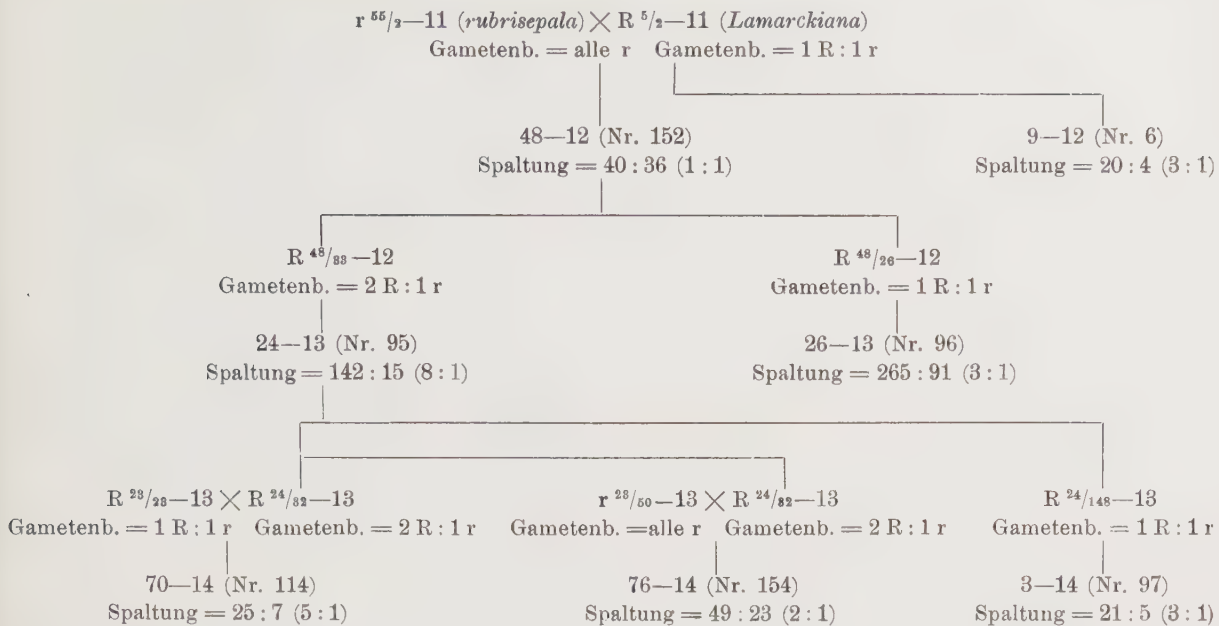
		♂ Gametenbildung 2:1					
		R	R	R	R	r	r
♀ Gametenbildung 1:1	R	RR	RR	RR	RR	Rr	Rr
	R	RR	RR	RR	RR	Rr	Rr
	R	RR	RR	RR	RR	Rr	Rr
	r	Rr	Rr	Rr	Rr	rr	rr
	r	Rr	Rr	Rr	Rr	rr	rr
	r	Rr	Rr	Rr	Rr	rr	rr

Von 36 Kombinationen müssen also 30 rotnervig, 6 weissnervig sein. Man hat also die Spaltung 5:1 zu erwarten. Gefunden wurde 25:7. Die theoretisch berechnete Zahl ist $26,67:5,33 \pm 2,11$. Die Übereinstimmung ist also genügend.

Durch die hier gegebene Erklärung wird also teils das merkwürdig abweichende Zahlenverhältnis der Nr. 95 verständlich gemacht, teils auch das ebenfalls abweichende Verhalten der Kreuzungen einer Pflanze dieser Deszendenz. Das von der Spaltung 3:1 stark differierende Zahlenverhältnis der Nr. 95 ist also jedoch monohybrid, obgleich es eher eine dihybride polymere Spaltung vortäuscht. Die Ursache der Abweichung ist nicht in einer Faktorenkomplikation sondern in einer Reduplikationsercheinung bei der Gametenbildung zu suchen.

Es ist dann hier ein Fall konstatiert, wo die Gameten nicht in gleicher Zahl gebildet werden. Das ist ja aber eigentlich nichts neues, denn man hat ja schon eine Reduplikation bezüglich gewisser Genenkombinationen in vielen Fällen bei den Koppelungs- und Abstossungs-Erscheinungen konstatiert. Dass auch eine Reduplikation in bezug auf ein einziges Gen gegenüber seinem Abwesenheitskomplex stattfinden kann, ist ja nur eine Vereinfachung derselben Erscheinung. Ebensowenig wie die Reduplikation gewisser Genenkombinationen gegen die MENDELSche Kombinationsregel spricht, sondern nur eine Komplikation derselben bezeichnet, ebenso wenig ist die hier angenommene Reduplikation des positiven Allelomorps eine Erscheinung, die mit der Spaltungs- und Rekombinationsregel unvereinbar ist. Diese Erscheinung formt nur die »gewöhnlichen« Zahlenverhältnisse um. Bei einer Reduplikation 2:1 wird die »einfache und regelrechte« monohybride Spaltung 8:1 statt 3:1 und die monohybride Rückkreuzung 2:1 statt 1:1.

Es ist noch die Frage zu beantworten, ob die Nachkommen einer Pflanze, die Reduplikation gezeigt hat, dieselbe Erscheinung regelmässig wiederholen. Zwecks besserer Übersicht stelle ich zunächst die obigen Resultate im Stammbaum vor.



Aus den Nachkommen der ursprünglichen Kreuzung mit $^{5/2}-11$, die ihre Gameten im Verhältnis 1 R : 1 r bildet, sind zwei Pflanzen untersucht. Die eine, $^{48/88}-12$, zeigt Reduplikation, die andere, $^{48/26}-12$, nicht. Aus den Nachkommen von $^{48/88}$ sind zwei Pflanzen analysiert. Die eine, $^{24/82}$, zeigt Reduplikation, die andere, $^{24/148}$, nicht. Die Reduplikationserscheinung tritt also nicht bei allen Nachkommen einer Pflanze mit abweichender Gametenbildung auf, sondern einige wiederholen sie, andere gehen zur normalen Gametenbildung zurück. Um auch das Verhältnis zwischen normal und redupliziert spaltenden Nachkommenschaften zu ermitteln — welche Feststellung natürlich sehr wichtig wäre — ist indessen die Anzahl der untersuchten Pflanzen aus den oben angeführten Gründen noch gar zu gering.

Man fragt sich natürlich, was die Ursache der abweichenden Gametenbildung ist. Die Pflanze, die die Abweichung zunächst zeigte, gehörte einer Kreuzung *Kombinante* $\times$ *Lamarckiana*. Man könnte ja die Vermutung aufwerfen, dass die Reduplikation ein Ausdruck einer Störung des Faktors für Rotnervigkeit durch anderen Eigenschaften sei. Die Kreuzungen *Kombinante* $\times$ *Lamarckiana* zeigen aber gewöhnlich nicht diese Erscheinung, wie aus Tabelle I B und Tabelle II hervorgeht. Es lohnt sich augenblicklich sehr wenig, diese Frage zu diskutieren. Erst durch eine Gamolyse in grösserer Umfang von einer Nachkommenschaft, wo die Erscheinung konstatiert ist, ist es möglich, der Frage näher zu treten.

Auch eine ganz andere Erklärung der Gametenproportion 2 : 1 ist möglich, sie scheint mir aber nicht so plausibel als die schon gegebene. Die Gameten konnten in gleichem Verhältnis gebildet werden, aber eine verschiedene Lebensfähigkeit haben, so dass in dem betreffenden Falle die r-Gameten zur Hälfte, oder in doppelt so grossem Prozentsatz als die R-Gameten abstarben. Eine derartige Annahme

einer Gameteneliminierung hat DE VRIES gemacht, um zu erklären, warum die ♂- und ♀-Gameten, bei *O. biennis* z. B., verschiedene Eigenschaften besitzen, was aus den Kreuzungen dieser Art mit anderen *Oenothera*-Arten hervorgeht. *O. biennis* hat nämlich in ihren ♂-Gameten die »*biennis*-Eigenschaft», in ihren ♀-Gameten aber eine ganz andere Eigenschaft, die »*conica*-Eigenschaft». DE VRIES erklärt diese Erscheinung so, dass alle ♀-Gameten, die die »*biennis*-Eigenschaft» erhalten haben, nicht lebensfähig sind ebenso wie alle ♂-Gameten, die die »*conica*-Eigenschaft» enthalten. Die Eigenschaften sind also hier geschlechtsbegrenzt, weshalb diese Eliminierung nicht mit dem Verhalten bei der abweichenden Gametenbildung bezüglich der Rotnervigkeit verglichen werden kann. Denn hier sind die R-Gameten sowohl ♂ als ♀ und ebenso die r-Gameten. Wenn also eine Eliminierung die Ursache des Defizits an Rezessiven ist, so ist jene nicht geschlechtsbegrenzt. Das einfach verdoppelte Verhältnis, in dem die R-Gameten auftreten, scheint mir aber eher für eine Reduplikation als für eine Eliminierung zu sprechen.

4. Analyse der Gametenbildung durch Rückkreuzungen.

Eine Gamolyse in bezug auf den Faktor für Rotnervigkeit habe ich durch mehrere Rückkreuzungen der Verbindungen $Rr \times rr$ und $rr \times Rr$ vorgenommen. Die Resultate sind in Tabelle II zusammengestellt.

TABELLE II.
Rückkreuzungen.

Nr. in der Tabelle	Feldnummer der P_1	Nervenfarbe der P_1	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R:r
<i>O. Lamarckiana.</i>							
150	$\frac{2}{A}-11 \times A-13$	$r \times R$	7-14	111	76	35	2,2:1
151	$\frac{20}{48}-12 \times \frac{19}{8}-12$	$R \times r$	30-13	125	67	58	1,2:1
<i>Rubrisepala \times Lamarckiana.</i>							
152	$\frac{55}{2}-11 \times \frac{5}{2}-11$	$r \times R$	48-12	76	40	36	1,1:1
153	$\frac{28}{50}-13 \times \frac{12}{50}-13$	$r \times R$	75-14	95	58	37	1,6:1
154	$\frac{28}{50}-13 \times \frac{24}{32}-13$	$r \times R$	76-14	72	49	23	2,1:1
155	$\frac{26}{22}-13 \times \frac{11}{48}-13$	$R \times r$	83-14	18	9	9	1:1
156	$\frac{26}{22}-13 \times \frac{25}{46}-13$	$R \times r$	84-14	86	46	40	1,2:1
<i>Rubrisepala \times rubricalyx.</i>							
157	$\frac{26}{22}-13 \times \frac{52}{1}-13$	$R \times r$	79-14	46	20	26	0,8:1
<i>Rubrisepala \times dependens.</i>							
158	$\frac{26}{22}-13 \times \frac{21}{9}-13$	$R \times r$	80-14	113	53	60	0,9:1

Nr. in der Tabelle	Feldnummer der P_1	Nervenfarbe der P_1	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
<i>Rubrisepala</i> $\times$ <i>pallida</i> .							
159	$^{23}_{50}-13 \times ^{23}_{23}-13$	$r \times R$	74—14	173	98	75	1,3 : 1
<i>Pallida</i> $\times$ <i>rubrisepala</i> .							
160	$^{23}_{23}-13 \times ^{23}_{50}-13$	$R \times r$	69—14	4	2	2	1 : 1
<i>Pallida</i> $\times$ <i>rubricalyx</i> .							
161	$^{23}_{23}-13 \times ^{52}_{1}-13$	$R \times r$	68—14	29	15	14	1,1 : 1
<i>Lata</i> $\times$ <i>Lamarckiana</i> .							
162	$^8_5-11 \times ^5_1-11$	$r \times R$	6—12	1	0	1	0 : 1
<i>Lamarckiana</i> $\times$ <i>undulata</i> .							
163	$^{12}II_2-11 \times ^{12}II_3-11$	$r \times R$	12—13	244	137	107	1,3 : 1
164	$^{12}_{74}-13 \times ^{12}_{50}-13$	$r \times R$	93—14	34	11	23	0,5 : 1

Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die meisten Rückkreuzungen zwischen Kombinanten oder zwischen Kombinate und *Lamarckiana* ausgeführt sind. Der Faktor für Rotnervigkeit zeigt aber keine andersgeartete Spaltung bei den Kombinanten als bei *O. Lamarckiana*, wie auch die Kombinantenkreuzungen des Typus $R \times R$ der Tabelle I B zeigen (vgl. auch S. 28).

Ein Überblick der Tabelle II zeigt, dass die Zahlenverhältnisse sich fast alle der monohybriden Spaltung 1 : 1 nähern. Nur zwei grössere Abweichungen kommen vor. Die eine ist Nr. 154, die ich schon oben diskutiert habe (S. 21). Sie ist bei einer Summierung der Spaltungszahlen auszuschliessen, weil wir hier mit Reduplikation zu tun haben. Das andere abweichende Zahlenverhältnis ist bei Nr. 150 zu finden. Die Rotnervigen treten in doppelt so grosser Anzahl als die Weissnervigen auf; es scheint also, als ob bei der rotnerigen Vaterpflanze doppelt so viel R- als r-Gameten gebildet worden sind. Nun habe ich aber auch die Nachkommenschaft dieser Pflanze aufgezogen. Man findet sie unter Nr. 77, Tab. I. Die Spaltung, die bei Annahme einer Reduplikation 2 R : 1 r 8 Rotnervige : 1 Weissnervigen sein musste, ist aber 122 : 67, folglich 1,8 : 1; also ist das Verhältnis sogar niedriger als das bei einer normalen monohybriden Spaltung erwartete Verhältnis 3 : 1, ja, sogar niedriger als das bei Rückkreuzung gefundene. Es scheint ja ganz paradoxal, dass die Verbindung $rr \times Rr$ mehr rotnerlige Pflanzen gibt als die Verbindung $Rr \times Rr$. Offenbar liegt hier eine neue Komplikation vor, denn die Nachkommenschaften sind so gross, dass von einer zufälligen Modifizierung der Verhältnisse 3 : 1 und 1 : 1 kaum die Rede sein kann. Die Abweichung ist in allen beiden Fällen ungefähr viermal grösser als der mittlere Fehler, liegt aber nicht nach

derselben Richtung, den in dem einen Fall tritt ein Defizit an Rezessiven, im anderen an Dominanten auf. Da ja die Kreuzung $rr \times Rr$ eine Gamolyse der rotnervigen Vaterpflanze ist, die geselbstete Nachkommenschaft dieser Pflanze aber nicht die Spaltung zeigt, die aus der konstatierten Gametenbildung zu erwarten ist, muss wohl eine zygotische Komplikation angenommen werden, die der Reduplikation entgegengesetzt wirkt.

Von den beiden erwähnten Fällen abgesehen, nähert sich die Spaltung bei den Rückkreuzungen dem Verhältnis $1:1$, jedoch mit einem geringen Defizit an Rezessiven. Das Gesamtverhältnis aller Nachkommenschaften ist 556 Rotnervige : 488 Weissnervigen, also $1,14:1$. Theoretisch erwartet ist nach dem Spaltungsschema $1:1$ $522:522 \pm 16,16$. Die Differenz zwischen erwartet und gefunden ist also ungefähr doppelt so gross als der mittlere Fehler, die Übereinstimmung also ziemlich gut. Die Gametenbildung ist deshalb die normale, wo die Gameten in der gleichen Anzahl gebildet werden, jedenfalls kommt sie dieser Verteilung nahe.

Das geringe Defizit an Rezessiven lässt sich vielleicht am nächsten so erklären, dass die r -Gameten eine etwas geringere Lebensfähigkeit als die R -Gameten haben, ebenso wie die rr -Zygoten eine geringere Vitalität als die Rr -Zygoten haben (vgl. S. 8). Die Betrachtung der reziproken Rückkreuzungen macht es aber wahrscheinlicher, dass wir es nicht mit einem Defizit an Rezessiven, sondern mit einem Überschuss an Dominanten zu tun haben. Ein Vergleich der Zahlenverhältnisse der Kreuzungen vom Typus $Rr \times rr$ und $rr \times Rr$ macht eine solche Annahme sehr wahrscheinlich. Die Kreuzungen der Verbindung $Rr \times rr$ geben fast genau das Verhältnis $1:1$ ($212:209$), während auf den Kreuzungen des Typus $rr \times Rr$ der ganze Überschuss von Dominanten fällt ($344:279 = 1,2:1$).

Diese Verschiedenheit der reziproken Kreuzungen scheint mir auf Störungen bei dem Befruchtungsverlauf, und zwar in einer verschiedenen Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche zurückführbar zu sein. Gesetzt dass die R -Pollenschläuche schneller wachsen als die r -Pollenschläuche, so müssen bei einer Kreuzung $rr \times Rr$ mehrere Eizellen von den R -Gameten als von den r -Gameten befruchtet werden, und folglich erhält man einen Überschuss von rotnervigen Pflanzen in der Nachkommenschaft. Bei der reziproken Kreuzung, also $Rr \times rr$, erhält man aber keine dergleiche Komplikation, denn hier haben wir es nur mit r -Pollenschläuchen zu tun, weshalb die Befruchtung der Eizellen nicht von einer Konkurrenz der Pollenschläuche abhängig ist. Die Annahme kann experimentell durch eine Methode geprüft werden, die ich unten bei der Besprechung der Frage der Apogamie bei *Oenothera* erwähnen werde. Was die Annahme sehr wahrscheinlich macht ist, dass ich schon experimentell konstatiert habe, dass die *gigas*-Pollenschläuche im Griffel der *O. Lamarckiana* langsamer wachsen als die eigenen Pollenschläuche der Pflanze (79, S. 22 und 25). Die *gigas*-Zygote wächst auch bedeutend langsamer als die *Lamarckiana*-Zygote. Es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, dass die r -Gameten der *O. Lamarckiana* langsamer wachsen als die R -Gameten, weil tatsächlich die rr -Zygoten sich langsamer als die Rr -Zygoten entwickeln.

Die Feststellung der Gametenbildung in bezug auf die Differenz der Nervenfarbe ist natürlich von grösster Bedeutung, denn solange diese nicht klargelegt ist, ist es nicht möglich, bei den Spaltungen nach Selbstbestäubung oder Kreuzung gleichartiger Heterozygoten in bezug auf eventuelle Komplikationen zu entscheiden, ob diese auf Unregelmässigkeiten bei der Gameten- oder Zygotenbildung zurückzuführen sind.

5. Das Verhalten des Faktors für Rotnervigkeit bei der Spaltung und bei der Zygotenbildung.

Bei der Durchmusterung der Nachkommenschaften der rotnervigen Pflanzen der Tabelle I, fällt es sofort in die Augen, dass alle angeführten Nachkommenschaften eine Spaltung zeigen. Tatsächlich habe ich keine einzige rotnervige Pflanze gefunden, die konstant gewesen ist. Schon 1911 spalteten sich alle die 6 aufgezogenen Nachkommenschaften rotnerviger Pflanzen, was ich indessen da als rein zufällig betrachtete (*Oenothera* 1912, S. 101, Fussnote). 1912 hatte ich in meinen Kulturen 17 Nachkommenschaften rotnerviger Pflanzen, die ebenfalls alle Spaltung zeigten. Schon aus diesen Versuchen schien es hervorzugehen, dass rotnervige Homozygoten nicht gebildet werden konnten. In einem in schwedischer Sprache geschriebenen Aufsatz 1913 (81) vertrat ich auch diese Ansicht und zeigte auf die Konsequenzen dieser Entdeckung für das Problem der Mutation hin, auf die ich unten zurückkommen werde. Die Kulturen 1913 und 1914 bestätigten durchaus diese Annahme. Augenblicklich habe ich 69 rotnervige Deszendenzen aufgezogen. Alle ohne Ausnahme haben Spaltung gezeigt. Bei dieser grossen Anzahl von untersuchten Nachkommenschaften ist es ja ganz offenbar, dass die Vermutung, dass die rotnervigen Homozygoten zufällig nicht angetroffen worden sind, ausserhalb aller Grenzen der Wahrscheinlichkeit liegt. Denn die Spaltung ist monohybrid, weshalb man von drei Individuen ein konstantes, von 69 Pflanzen also 46 spaltende und 23 konstante erwarten sollte. Gefunden sind aber 69:0.

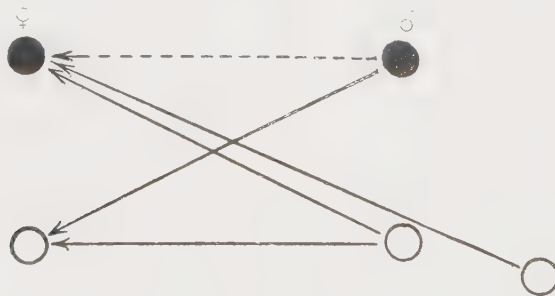
Die experimentellen Versuche zeigen also klar, dass von den Kombinationen RR, Rr, rR und rr die Kombination RR nicht realisierbar ist. Da die Sache so liegt, ist es ja auch zu erwarten, dass die Spaltungszahlen so verändert werden sollten, dass man das Verhältnis 2:1 statt 3:1 in der Nachkommenschaft einer rotnervigen Pflanze erhalten würde. Die gefundenen Zahlen entsprechen aber dieser Erwartung nicht, wie aus der Tabelle I ersichtlich ist. Sie schwanken zum grössten Teil zwischen 2:1 und 3:1, nähern sich aber mehr dem letzteren als dem ersteren Verhältnis. Werden alle rotnervige Nachkommenschaften der Tabelle I A (*Lamarckiana*-Deszendenzen), mit Ausschluss jedoch von denen, die oben als abweichend zufolge selektiver Wirkung extremer äusseren Faktoren oder Reduplikation beschrieben sind (sie sind in der Tabelle fett gedruckt) summiert, so erhalten wir die Spaltung 3310 Rotnervige:856 Weissnervigen, also das Verhältnis 2,70:1. Die Summierung der rotnervigen Nachkommenschaften der Tabelle I B (Deszendenzen

der Kombinanten oder Kombinantenkreuzungen) ergibt die Spaltung 657 Rotnervige : 250 Weissnervigen, also das Verhältnis 2,63 : 1. Der Faktor für Rotnervigkeit verhält sich folglich bei den Kombinanten nicht anders als bei *O. Lamarckiana*. Die *summa summarum* der Spaltung aller rotnervigen Nachkommenschaften ist 2967 : 1106, das Spaltungsverhältnis also 2,68 : 1 statt des erwarteten 2 : 1. Das theoretisch berechnete Verhältnis für die Spaltung 2 : 1 ist $2715,33 : 1357,67 \pm 30,12$. Die Abweichung ist deshalb mehr als acht mal so gross als der mittlere Fehler.

Da man indessen, wie die experimentellen Versuche unwidersprechlich zeigen, keine Homozygoten unter den Rotnervigen hat, muss jedoch die Spaltung 2,68 : 1 eine Modifizierung des Zahlenverhältnisses 2 : 1 sein. Was ist die Ursache dieser scheinbar widersprechenden Tatsachen?

Durch eine Annahme einer geringen Reduplikation der R-Gameten oder anderseits einer Eliminierung der r-Gameten wären ja die Zahlenverhältnisse verständlich.¹ Die schon diskutierten Rückkreuzungen rechtfertigen aber derartige Erklärungsversuche nicht.

Es gibt indessen eine andere ebenso einfache wie scharfsinnige Erklärungsmöglichkeit, auf die WILSON hingewiesen hat (152, S. 30), um eine ähnliche Erscheinung bei gelben Mäusen verständlich zu machen. Aus dem Grunde, dass man keine homozygoten Dominanten erhält, braucht man nicht das Verhältnis 2 : 1 erwarten. Es ist ja möglich, dass die R-Eizellen gar nicht von den R-Pollenzellen befruchtet werden, weil schon die Verschmelzung der Sexualkerne oder vielleicht sogar das Eintreten des Pollenschlauches in das Ei aus physiologischen Gründen unmöglich ist. Die RR-Zygoten werden also nicht gebildet. Statt dessen wird aber auch die Hälfte der R-Eizellen, die von den R-Pollenzellen befruchtet werden sollten, falls eine Vereinigung möglich wäre, von den r-Pollenzellen, die immer im Überschuss sind, befruchtet. Die Kombinierung der Gameten findet also folgendermassen statt (die Gameten der Rotnervigen sind dunkel gezeichnet, die der Weissnervigen sind weiss):



Die R-Eizellen werden also befruchtet, aber alle von r-Pollenzellen. Von den r-Eizellen wird wie gewöhnlich die eine Hälfte von R-, die an-

¹ In einer kurzen, vorläufigen Mitteilung 1915 (82) habe ich die erstere Möglichkeit angenommen. Ich hatte indessen damals noch nicht das Material der Rückkreuzungen bearbeitet.

dere von r-Pollenzellen befruchtet. Wir erhalten also folgende Kombinationen: Rr, Rr, rR und rr, das ist das Zahlenverhältnis 3:1.

Durch diese Annahme ist es ganz erklärlich, dass man trotz ausgebliebener Homozygotenbildung ein Zahlenverhältnis, das grösser als 2:1 ist, erhalten kann. Das gefundene Verhältnis war ja 2,68:1, also kleiner als das erwartete 3:1, falls man eine regelmässige Befruchtung aller R-Eizellen durch r-Pollenzellen, wie im idealen Schema oben demonstriert wurde, annimmt. Nun ist es aber nicht sicher, dass die r-Pollenzellen in allen Fällen die R-Pollenzellen verdrängen können. Es ist ja möglich, dass ein R-Pollenschlauch durch die Mikropyle eindringt und deshalb, obgleich er keine Befruchtung ausführen kann, jedoch den Weg für die r-Pollenschläuche versperrt, also dazu beiträgt, ein Defizit an Rotnervigen zu bilden. — Es ist ja auch nicht ausgeschlossen, dass die RR-Zygoten in einem kleinen Prozentsatz wirklich gebildet werden können und dann schon als Zygoten oder ganz junge Embryonen absterben, wie ich früher für die ganze RR-Klasse annahm (81, S. 9, 1913), als mein experimentelles Material noch ziemlich gering war und einige Deszendenzen ziemlich gute Spaltung 2:1 zeigten. RENNER hat auch neulich gezieht (114) dass wir bei *O. Lamarckiana* tatsächlich Embryonen finden, die früh ihre Entwicklung einstellen und nicht keimfähige Samen geben, obgleich sie nach dem äusseren Aussehen zu beurteilen normal sind. Sie können ja aber von einer Eliminierung der Homozygoten anderer Eigenschaften herrühren. Eine solche nimmt auch RENNER in bezug auf sowohl die positiven als die negativen Homozygoten der *læta*-Eigenschaft an, was sehr plausibel scheint, weil da die scheinbare Konstanz der *O. Lamarckiana*, indem sie bei Selbstbestäubung niemals *læta* und *velutina* abspaltet, erklärt wird. Denn von den Kombinationen Ll (*Lamarckiana*), LL (*læta*) und ll (*velutina*) ist nur die Kombination Ll entwicklungsfähig. Werden indessen die positiven Homozygoten der Rotnervigkeit wirklich gebildet, so kann aber dies nicht, wie oben erörtert, regelmässig geschehen, sondern nur in einem kleinen Prozentsatz. Welche der beiden Ursachen: Partielle Bildung der RR-Zygoten, die dann absterben, oder partielle Hinderung der Bildung von Rr-Zygoten durch die R-Pollenschläuche, den grössten Anteil an dem Defizit an Rotnervigen hat, da man die Spaltung 2,68:1 statt 3:1 erhält, ist kaum zu entscheiden. Vielleicht könnten zytologische Versuche hier weitere Aufklärung bringen.

Die Ursache des Zahlenverhältnisses 2,68:1 statt 2:1, das am nächsten zu erwarten war, weil keine RR-Pflanzen gebildet werden, ist also kurz zusammengefasst diese, dass die Hälfte der R-Eizellen, die normal von R-Pollenzellen befruchtet werden sollte, zufolge einer Erschwerung der Vereinigung zweier R-Gameten oder vielleicht völliges Ausbleiben der Kopulation, die nur höchstens bis zu dem Eindringen des Pollenschlauches in die Mikropyle fortschreitet, zum grössten Teil von r-Pollenschläuchen befruchtet wird.

Die Ursache der Komplikation des monohybriden Verhältnisses in bezug auf die Rotnervigkeit ist also weder eine Gameteneliminierung noch eine Zygoten-

eliminierung (wenigstens zum allergrössten Teil), sondern liegt an einer Hinderung des Zusammentretens zweier positiver Gameten, wahrscheinlich aus physiologischen Gründen. Es scheint mir deshalb notwendig, für diesen Prozess einen anderen Terminus als »Eliminierung« zu verwenden. Ich schlage deshalb den Terminus Prohibition vor, der ja gerade hervorhebt, dass eine Hinderung einer erwarteten Gametenverbindung die Ursache einer abweichenden Spaltungszahl ist. Man könnte ja auch sagen, dass eine »Repulsion« zwischen den R-Gameten stattfindet. Da aber in diesem Wort schon eine andere Bedeutung, nämlich die einer Reduplikation, untergeschoben worden ist, muss es vermieden werden.

Es erübrigt noch das Verhalten der abgespalteten Rezessiven zu erwähnen. Im ganzen habe ich 94 weissnervige Deszendenzen, zusammen 7877 Individuen umfassend, aufgezogen. 91 dieser Deszendenzen mit der Individuenzahl 7294 haben nur weissnervige Pflanzen ergeben, haben sich also als völlig konstant erwiesen. In drei Nachkommenschaften mit zusammen 587 Individuen sind 4 rotnervige Pflanzen aufgetreten (Nr. 48, 75 und 103 der Tabelle I). Es unterliegt aber keinem Zweifel, dass diese Rotnervigen auf die oben (S. 5) näher diskutierten Versuchsfehler zurückzuführen sind. Sehen wir doch, dass alle Deszendenten einer weissnervigen Pflanze aus 5—11, die durch drei Generationen in mehreren Nachkommenschaften (Nr. 17—40, Tab. I) und in einer sehr grossen Individuenzahl (2475) verfolgt worden sind, sich als völlig konstant erwiesen haben. Dass also die abgespalteten Rezessiven konstant sind ist gewiss nicht zu bezweifeln.

6. Das Verhalten der Eigenschaft der Rotnervigkeit bei der Riesenkombinante des *gigantea*-Typus.

Die Spaltung der Rotnervigkeit bei *O. Lamarckiana* ist also eine monohybride Mendelspaltung. Mehrere Komplikationen kommen vor, die das Zahlenverhältnis verschieben, sie werden aber alle durch Abweichungen bei der Gametenbildung (Reduplikation) oder bei der Befruchtung (Prohibition) verursacht, also nicht durch eine komplizierte Genenzusammenwirkung.

Da ich aber in »*Oenothera* 1912« vermutete, dass wir bei einer Riesenkombinante, die ich dann als Komb. 7 bezeichnete, nun den *gigantea*-Typus nenne, mit polymeren Faktoren für Rotnervigkeit zu tun hätten, werde ich die in bezug auf diesen Typus später gefundenen experimentellen Tatsachen auseinandersetzen, um zu prüfen, ob dieser Schluss berechtigt war. Da ich aber während der letzten Jahre meine Experimente hauptsächlich auf *O. Lamarckiana* begrenzt habe, sind sowohl die Anzahl der aufgezogenen Nachkommenschaften als die der Individuen nicht so gross wie wünschenswert wäre, zeigen aber wenigstens einige der Hauptzüge der Vererbung der Rotnervigkeit bei der betreffenden Kombinante.

Zunächst stelle ich die ausgeführten Versuche tabellarisch zusammen.

TABELLE III.

Spaltung der Nervenfarbe bei dem *gigantea*-Typus.

Nr. in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfarbe der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
<i>Gigantea.</i>							
1	—	R	22—11	71	70	1	70 : 1
2	22—11	R	22—12	28	28	—	28 : 0
3	—	R	25—11	41	38	3	12,7 : 1
4	25—11	R	23—12	23	23	—	23 : 0
5	25—11	R	38—13	31	31	—	31 : 0
6	25—11	R	39—13	4	3	1	3 : 1
7	25—11	r	28—12	41	—	41	0 : 1
8	—	R	30—11	39	36	3	12 : 1
9	30—11	R	30—12	12	11	1	11 : 1
10	30—11	R	120—14	13	10	3	3,3 : 1
11	30—12	R	123—14	59	52	7	7,4 : 1
12	—	R	32—11	21	17	4	4,3 : 1
13	32—11	R	31—12	Untersuchung zu spät vorgenommen, um die Nervenfarbe zu ermitteln.			
14	32—11	R	32—12				
15	—	R	35—11	12	12	—	12 : 0
16	35—11	R	37—13	62	60	2	30 : 1
17	—	R	57—11	29	28	1	28 : 1
18	57—11	R	52—12	2	2	—	2 : 0
19	57—11	R	53—12	1	1	—	1 : 0
20	57—11	r	54—12	1	—	1	0 : 1
<i>Gigas</i> × <i>gigantea.</i>							
21	—	r × R	40—11	2	2	—	2 : 0
22	40—11	R	36—12	Untersuchung zu spät vorgenommen, um die Nervenfarbe zu ermitteln.			
23	36—12	R	134—14				
24	36—12	R	135—14	67	48	19	2,5 : 1
25	36—12	R	136—14	60	53	7	7,6 : 1
26	36—12	R	137—14	30	21	9	2,3 : 1
				39	24	15	1,6 : 1
<i>Gigantea</i> × <i>gigas.</i>							
27	—	R × r	24—11	1	—	1	0 : 1
28	24—11	r	133—14	30	—	30	0 : 1

Ein Überblick der Spaltungszahlen zeigt sogleich, dass wir es hier mit einer ganz andersgearteten Spaltung als bei *O. Lamarckiana* zu tun haben. Die Zahlenverhältnisse, die bei dieser grössenteils zwischen 2 : 1 und 3 : 1 schwankten und nur bei einigen kleineren Deszendenzen das extreme Verhältnis 5 : 1 erreichten — einzelne Deszendenzen mit durch Reduplikation oder durch extreme äussere Faktoren veränderten Spaltungszahlen ausgenommen — sind in Tabelle III fast alle sehr hoch, und die Spaltung 3 : 1 kommt nur in einzelnen Fällen vor. Dies alles ist ja

aber bei polymerer Spaltung zu erwarten. Wichtig ist natürlich, dass aus Pflanzen einer Nachkommenschaft, die eine hohe Spaltungszahl gezeigt hat, monohybrid spaltende Deszendenzen erhalten worden sind, denn dies zeigt, dass der polymere Komplex aufgelöst werden kann.

Die Frage liegt auf der Hand, ob die Spaltung auch bei *gigantea* so verläuft wie bei *O. Lamarckiana*, ob also auch hier keine positiven Homozygoten gebildet werden können. Da man bei polymerer Spaltung auch bei einer ziemlich hohen Individuenzahl eine scheinbare Konstanz der Deszendenzen mit höherer Spaltungszahl erhalten kann, da weiter die positiven konstanten Deszendenzen (d. h. die in mindestens einem Faktor, also dem äusseren Aussehen nach konstanten) bei dimerer Spaltung schon die Hälfte ausmachen müssen, bei trimerer noch mehr, so ist es klar, dass man, falls positive Homozygoten gebildet werden könnten, mindestens jede zweite Nachkommenschaft als konstant erwarten sollte. Werden die Nr. 18, 19, 21 und 27 ausgeschaltet, die nicht einmal drei Individuen enthalten, also gar nicht bei einer Beurteilung der Spaltung berücksichtigt werden können, so erhalten wir 15 spaltende : 4 nicht spaltenden Deszendenzen. Alle diese 4 nicht spaltenden Deszendenzen (Nr. 2, 4, 5, 15) sind indessen so klein, dass die Konstanz sehr wohl nur scheinbar sein kann.

Das grosse Übergewicht an spaltenden Nachkommenschaften und die fragliche Natur der konstanten machen die Annahme sehr wahrscheinlich, dass die polymeren Faktoren der Rotnervigkeit sich so verhalten, wie der einzelne Faktor bei *O. Lamarckiana*, folglich nicht im Homozygotenstadium realisierbar sind. Die polymeren Zahlenverhältnisse werden infolge dessen auch verändert. Bei vollkommener Prohibition der positiven Homozygoten wären folgende Zahlenverhältnisse zu erwarten: 2 : 1 statt 3 : 1, 8 : 1 statt 15 : 1, 26 : 1 statt 64 : 1, 80 : 1 statt 256 : 1 u. s. w. Wie aber bei der Diskussion des Verhältnisses 2 : 1 bei *O. Lamarckiana* erwähnt wurde, schwankten bei monohybrider Spaltung die gefundenen Zahlen infolge Komplikationen bei der Befruchtung zwischen 2 : 1 und 3 : 1. Da ja kein Grund vorliegt, den Befruchtungsvorgang bei plurifaktorieller Spaltung einfacher als bei monofaktorieller anzunehmen, sind polymere Zahlenverhältnisse zu erwarten, die zwischen dem idealen und dem am meisten modifizierten Zahlenverhältnis schwanken können, bei dihybrider polymerer Spaltung also zwischen 15 : 1 und 8 : 1, bei trihybrider zwischen 64 : 1 und 26 : 1 u. s. w. Einer Sache ist jedoch zu gedenken. Bei einer monomeren Spaltung bilden die r-Pollenzellen, die die nicht funktionstauglichen R-Pollenzellen ersetzen sollen, die Hälfte der ♂-Gameten, denn die Gameten sind ja nur R und r. Bei dimerer Spaltung ist indessen nur ein Viertel der ♂-Gameten »weiss«, denn diese sind ja vielerlei verschiedener Art: R_1R_2 , R_1r_2 , r_1R_2 und r_1r_2 und nur die r_1r_2 Gameten können eine Befruchtung der R_1R_2 -, R_1r_2 - und r_1R_2 -Eizellen ausführen. Bei trimerer Spaltung ist nur ein Achtel der ♂-Gameten »weiss«. Da die erwarteten positiven Eizellen bei trimerer Spaltung 7 sind, die also alle durch rein rezessive ♂-Gameten ersetzt werden müssen, um entwicklungsfähige Heterozygoten zu geben da weiter nur jede achte ♂-Gamete rein rezessiv ist, muss

offenbar die Aussicht auf eine Ersetzung aller positiven Homozygoten durch Heterozygoten bedeutend geringer sein als bei einer monohybriden Spaltung, wo nur eine positive Homozygote zu erwarten ist und wo die Rezessiven die Hälfte der ♂-Gameten bilden. Es ist also zu erwarten, dass sich die Spaltungszahl mehr dem Verhältnis, das bei vollständiger Prohibition ohne Ersetzung der Homozygoten durch Heterozygoten nähern soll, bei dimerer Spaltung also dem Verhältnis 8:1, bei trimerer 26:1.

Bei einer Betrachtung der gefundenen Spaltungsverhältnisse ist eine Übereinstimmung mit den erwarteten nicht zu verkennen. Als monohybrid spaltend sind dann die Nr. 26, 25, 23, 6, 10, 14 und 12 mit den Spaltungszahlen 1,6:1, 2,3:1, 2,5:1, 3:1, 3,3:1, 3,5:1 und 4,3:1 zu betrachten, denn die Zahlen gruppieren sich alle um das zu erwartende Verhältnis 3:1—2:1. Summiert ergeben diese Spaltungen das Verhältnis 130:53, folglich 2,45:1. Dies Verhältnis kommt dem bei den *Lamarckiana*-Spaltungen gefundenen monohybriden Verhältnis 2,68:1 nahe. — Als dihybriden Spaltungen sind Nr. 11, 24, 9 und 8 mit den Spaltungszahlen 7,4:1, 7,6:1, 11:1 und 12:1 zu betrachten. Zusammen ergeben sie das Verhältnis 152:18, also 8,44:1, was mit dem modifizierten dimeren Verhältnis 15:1, das, wie oben auseinandergesetzt, nur etwas grösser als 8:1 ausfallen muss, sehr gut übereinstimmt. — Als trihybrid spaltend sind Nr. 17 und 16 mit den Spaltungszahlen 28:1 und 30:1 zu betrachten. Sie stimmen mit einem auf 26:1 modifizierten Verhältnis 64:1 gut überein. — Endlich haben wir das Verhältnis 70:1 der Nr. 1 zu erörtern. Es ist ja nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob dies eine starke Plusabweichung des Verhältnisses 64:1 oder ein nach 80:1 modifiziertes Verhältnis 256:1 repräsentiert. Die letzte Annahme ist wohl jedoch die wahrscheinlichste, denn eine tetramere Spaltung muss ja, analog den schon behandelten polymeren Fällen, gerade so ausfallen.

Es ist nach den konstatierten Spaltungen kaum zu bezweifeln, dass die Rotnervigkeit des *gigantea*-Typus, wenn man auch auf die Komplikation der Prohibition der positiven Homozygoten Rücksicht nimmt, sich ähnlich verhält wie die von NILSSON-EHLE, EAST und SHULL studierten polymeren Faktoren bei Weizen, Hafer, Mais und *Capsella*. Die gefundenen Spaltungszahlen verteilen sich auf vier gut abgegrenzte Klassen, und diese entsprechen überraschend gut den erwarteten Zahlenverhältnissen. Die abgespalteten weissnervigen Individuen sind konstant, wie aus Nr. 7, 20 und 28 ersichtlich ist.

Es ist nur noch eine Spaltung zu besprechen, die ich noch nicht erwähnt habe, nämlich Nr. 3. Das Verhältnis 38:3 scheint dimer zu sein. Aber zwei Nachkommenschaften auf 23 und 31 Individuen respektiv zeigen keine einzige weissnervige Pflanze. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, die Spaltung 12,7:1 als eine zufällige Abweichung des Verhältnisses 26:1 zu deuten und ebenso die Nachkommenschaften Nr. 4 und 5, obgleich hier die weissnervigen Pflanzen bei der geringen Individuenzahl nicht aufgetreten sind. Eine andere Erklärungsmöglichkeit werde ich aber sogleich diskutieren.

Eine weitere Analyse der Rotnervigkeit des *gigantea*-Typus mit mehreren Nachkommenschaften einer einzigen Pflanze und grösseren Generationen ist natürlich nötig, wenn es auch aus den vorliegenden Versuchen klar hervorgeht, dass von einer monohybriden MENDELSpaltung derselben Art wie bei *O. Lamarckiana* nicht die Rede sein kann, wie auch dass die experimentellen Data sich mit der Annahme polymerer Spaltung im grossen und ganzen gut vereinbaren lassen.

Es ist aber vielleicht nicht ohne Interesse, hier auf eine andere Erklärungsmöglichkeit der komplizierten Zahlenverhältnisse der Rotnervigkeit bei dem *gigantea*-Typus hinzuweisen, zu der mich das oben erwähnte Verhalten der *Lamarckiana*-Deszendenz Nr. 95 führte. Auch hier hatten wir eine Spaltung in einem höheren Zahlenverhältnis als bei einer monohybriden Spaltung zu erwarten war, das aber mit dem gerade oben diskutierten Verhältnis einer dimeren Spaltung übereinstimmte. Um dieses Zahlenverhältnis zu erklären, das in einer Deszendenz auftrat, deren P_2 -Mutterpflanze ihre Gameten im Verhältnis 1 R : 1 r bildete, also keine Gametenbildung hatte, die auf Dimerie hinzeigte, nahm ich an, dass bei der Gametenbildung der P_1 -Pflanze eine Reduplikation der Gameten im Verhältnis 2 R : 1 r stattgefunden hätte. Tatsächlich zeigte auch eine F_1 -Pflanze bei Gamolyse die vermutete Gametenbildung. Unter diesen Gesichtspunkten wäre es also auch möglich, die höheren Spaltungszahlen des *gigantea*-Typus, die eine polymere Spaltung vortäuschen, als durch Reduplikation verursacht aufzufassen. Im folgenden Schema demonstriere ich die Analogien einer Reduplikation im Verhältnis 3 : 1 und einer dimeren Spaltung.

SCHEMA A.

**Reduplikation der Gameten R und r
im Verhältnis 3 : 1.**

	R	R	R	r
R	RR	RR	RR	Rr
R	RR	RR	RR	Rr
R	RR	RR	RR	Rr
r	rR	rR	rR	rr

Spaltung 15 : 1

SCHEMA B.

**Polymerie in zwei Faktoren,
R₁ und R₂.**

	R ₁ R ₂	R ₁ r ₂	r ₁ R ₂	r ₁ r ₂
R ₁ R ₂	R ₁ R ₂ R ₁ R ₂	R ₁ R ₂ R ₁ r ₂	R ₁ R ₂ r ₁ R ₂	R ₁ R ₂ r ₁ r ₂
R ₁ r ₂	R ₁ r ₂ R ₁ R ₂	R ₁ r ₂ R ₁ r ₂	R ₁ r ₂ r ₁ R ₂	R ₁ r ₂ r ₁ r ₂
r ₁ R ₂	r ₁ R ₂ R ₁ R ₂	r ₁ R ₂ R ₁ r ₂	r ₁ R ₂ r ₁ R ₂	r ₁ R ₂ r ₁ r ₂
r ₁ r ₂	r ₁ r ₂ R ₁ R ₂	r ₁ r ₂ R ₁ r ₂	r ₁ r ₂ r ₁ R ₂	r ₁ r ₂ r ₁ r ₂

Spaltung 15 : 1

Aus den Schemata geht hervor, dass durch die Reduplikation des einen Gliedes eines allelomorphen Faktorenpaares nach dem Verhältnis 3 : 1 gerade dasselbe Spaltungsverhältnis erhalten wird wie bei einer dimeren Spaltung. Augenblicklich ist es nicht möglich, die Analogie weiter zu führen und die zu erwartende Übereinstimmung der nächsten Generation zu diskutieren, da wir gar nicht wissen, welchen Gesetzen die Reduplikation unterliegt.

Mit einer Annahme von Reduplikation des einen Gliedes einer Eigenschaft als die Ursache höherer Spaltungszahlen könnte man Spaltungsverhältnisse erhalten, die alle die polymeren Zahlen vortäuschen. Die Reduplikation 7:1 musste also einer trimeren Spaltung ähneln, folglich die Spaltung 64:1 ergeben, die Reduplikation 15:1 einer tetrameren, also die Spaltung 255:1 zeigen. Es liegt aber nahe zu vermuten, dass man daneben auch Zahlenverhältnisse erhalten könnte, die zwischen den polymeren intermediär wären und die ein Ausdruck der Reduplikationen 4:1, 5:1, 6:1 u. s. w. wären. Die Spaltungsverhältnissen dieser Reduplikationen würden sich dann als 24:1, 35:1, 48:1 u. s. w. manifestieren. Andererseits ist darauf zu achten, dass die wichtigen Untersuchungen über Reduplikation (Koppelung und Repulsion) der englischen genetischen Schule (BATESON, PUNNET, SAUNDERS, GREGORY) gezeigt haben, dass gewisse Serien mit Vorliebe gebildet werden, und gerade die Serien 1:3:3:1, 1:7:7:1, 1:15:15:1, also dieselben, die bei monofaktorieller Reduplikation die polymeren Zahlenverhältnisse geben.

Nun ist aber zu bedenken, dass auch bei der Reduplikation positive Homozygoten gebildet werden sollten, und zwar in grösserer Zahl als bei einer entsprechenden polymeren Spaltung (vgl. Schema A und B, S. 34). Die reduplizierten Zahlenverhältnisse müssen also auch durch Homozygoten-Prohibition ungeformt werden. In folgender Übersicht werden die Zahlenverhältnisse der wahrscheinlichsten Reduplikationen und der polymeren Spaltungen unter der Annahme auch einer vollständigen Prohibition der positiven Homozygoten ohne Ersatz durch Heterozygoten verglichen.

Reduplikation	Spaltung	Polymerie	Spaltung
3:1	6:1	Dimerie	8:1
7:1	14:1	—	—
15:1	30:1	Trimerie	26:1
31:1	62:1	Tetramerie	80:1

Auch unter Berücksichtigung der Prohibition erhalten wir also Zahlenverhältnisse der meist vorkommenden Reduplikationsformen, die den polymeren Verhältnissen sich nähern.

Dass ich hier die Frage aufgenommen habe, ob die scheinbar polymeren Erscheinungen bei dem *gigantea*-Typus vielleicht nur der Ausdruck für höhere monofaktorielle Reduplikation seien, beruht vornehmlich darauf, dass ich Fälle konstatiert habe, wo eine niedrigere Spaltungsform in eine höhere übergegangen ist, was bei den von NILSSON-EHLE und SHULL eingehend studierten polymeren Spaltungen nicht konstatiert ist. Schon oben habe ich zwei derartige Fälle erwähnt, nämlich Nr. 95 (Tab. I) der *O. Lamarckiana*, wo eine monomere Spaltung in eine dimere, und Nr. 3 (Tab. III) des *gigantea*-Typus, wo eine dimere Spaltung in eine mindestens trimere übergegangen ist. Ein noch mehr schlagendes Beispiel dieser Art habe ich

bei einer Nachkommenschaft der Kreuzung *O. Lamarckiana* (weissnervig) $\times$ *O. biennis* (rotnervig) gefunden. Die Nachkommenschaften dieser Kreuzung habe ich in Tabelle IV zusammengestellt.

TABELLE IV.

Spaltung der Nervenfarbe bei Deszendenzen der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *O. biennis*.

Nr. in der Tabelle	Feldnummer der P ₁	Nervenfarbe der P ₁	Feldnummer der Deszen- denz	An- zahl der Ind.	R	r	Verhält- nis R : r
1	—	R	56—11	8	8	—	8 : 0
2	56—11	R	49—12	56	53	3	17,7 : 1
3	56—11	R	50—12	25	22	3	7,3 : 1
4	56—11	R	51—12	Bestimmung der Nervenfarbe unsicher, weil zu spät im Jahre vorgenommen.			
5	56—11	R	107—14	54	48	6	8 : 1
6	56—11	R	108—14	42	40	2	20 : 1
7	49—12	R	109—14	45	36	9	4 : 1
8	49—12	r	110—14	14	—	14	0 : 1
9	50—12	R	111—14	135	133	2	66,5 : 1
10	51—12	R	112—14	4	4	—	4 : 0
11	51—12	R	113—14	26	26	—	26 : 0

Die Rotnervigkeit der *O. biennis* (wenigstens der von mir analysierten Pflanze dieser Art) verhält sich gerade so wie die des *gigantea*-Typus. Nr. 7 scheint monomer zu spalten, Nr. 3 und 5 dimer, Nr. 2 und 6 trimer, Nr. 9 tetramer. Die abgespalteten Rezessiven sind konstant, wie bei Nr. 8 gezeigt wird.

Der soeben oben erwähnte Fall, wo eine Pflanze einer Deszendenz, die in einem niedrigeren Verhältnis gespalten hat, ein höheres Spaltungsverhältnis aufweist, ist in Nr. 3 und 9 zu sehen. Nr. 3 kommt der dimeren Spaltung 8 : 1 sehr nahe, Nr. 9, die wie aus den Feldnummern ersichtlich ist aus Nr. 3 abstammt, zeigt eine Spaltung, die als tetramer betrachtet werden muss, denn sie nähert sich dem Verhältnis 80 : 1. Von einer dimeren Spaltung kann jedenfalls nicht die Rede sein, denn man hatte in diesem Falle die Spaltung 118 : 17 zu erwarten; gefunden ist aber 135 : 2. Man kann also mit Sicherheit behaupten, dass die betreffende Spaltung wenigstens trimer ist, und wahrscheinlich ist sie tetramer. Das stimmt aber nicht mit der Annahme, dass mehrere selbstständige aber gleichsinnige Faktoren die Ursache der hohen Spaltungszahl in dem vorliegenden Fall ist. Denn einen polymeren Komplex kann man wohl durch Reinzüchtung auflösen, nicht aber auf diese Weise aufbauen; nur durch Kreuzung ist die Wiederherstellung des ursprünglichen Komplexes oder eines noch höheren zu erzielen.

Da es also nicht möglich ist, die Spaltung 80 : 1, die in der Nachkommenschaft einer Pflanze erhalten ist, die aus einer Spaltung 8 : 1 herstammte, durch Dimerie zu erklären, ist wohl nur die Erklärung möglich, dass wir es mit einer Reduplikationserscheinung zu tun haben. Denn dass tatsächlich ein niedrigeres in ein höheres Koppelungssystem übergehen kann, haben BATESON und PUNNETT bei den Reduplikationserscheinungen dihybrider Spaltungen bei *Lathyrus odoratus* gezeigt,

wo das Koppelungssystem 7:1:1:7 in der Nachkommenschaft in 15:1:1:15 übergehen kann (7, S. 11—13). Dass also auch die Reduplikation 3:1 in 7:1 oder 15:1 übergehen könnte, ist ja dann nicht unwahrscheinlich. Die kausale Erklärung dieser Erscheinung steht aber noch aus.

Will man die Erklärung der Reduplikation nicht acceptieren, ist nur noch die Möglichkeit der Annahme eines Hinzukommens einer oder zweier neuen Eigenschaften, also eine progressive Mutation im Sinne von DE VRIES, übrig. Der einzige Wahrscheinlichkeitswert, der eine dergleiche Annahme haben würde, liegt in ihrer Unbeweisbarkeit, und sie ist deshalb nicht der Diskussion wert, sobald man die Erscheinung auf analysierbare, bei anderen Pflanzenarten gefundene Komplikationen zurückführen kann.

7. Die Wirkung des Faktors für Rotnervigkeit in anderen Organen der Pflanze.

Bevor ich die Diskussion über den Faktor für Rotnervigkeit abschliesse, möchte ich noch auf eine Erscheinung hinweisen, die für die weitere Beweisführung wichtig ist, nämlich die Wirkung, die dieser Faktor auf andere morphologische Eigenschaften als die der Nervenfarbe hat. Schon in »*Oenothera* 1912« hob ich hervor, dass die rot- und weissnervigen Pflanzen in mehreren Eigenschaften verschieden sind, und meine weitere Untersuchungen haben bestätigt, dass der Faktor für Rotnervigkeit eine weitgehende korrelative Beeinflussung auf fast alle Organe der Pflanze hat, also, wie PLATE es ausdrückt, ein pleiotroper Faktor ist.

Eine Differenz, die mit dem An- oder Abwesenheit des Faktors R verbunden ist, ist die der Fruchtlänge. Die rotnervigen Pflanzen haben nämlich längere Früchte als die weissnervigen. Diese Differenz ist deshalb besonders wichtig, weil sie messbar ist, also zahlenmässig festgestellt werden kann. Schon 1911 habe ich einige Messungen vorgenommen, die sich auf vier rotnervige und zwei weissnervige Deszendenzen bezogen. Von jeder Pflanze wurden 5 Früchte gemessen, immer die untersten der Hauptinfloreszenz. Voriges Jahr habe ich noch einige dergleiche Messungen vorgenommen. Teils habe ich 10 Individuen je zweier Schwesterdeszendenzen, einer rotnervigen und einer weissnervigen, teils eine grössere Individuenzahl einer rotnervigen Deszendenz als es 1911 wegen der kleinen Individuenzahl der Deszendenzen möglich war, gemessen. Die Zahlen der Tabelle V sind Durchschnittszahlen der Messungen von 10 Früchten jeder Pflanze. Die Zahlen der weissnervigen Pflanzen sind zwecks besseren Vergleichs fett gedruckt.

TABELLE V.

		Klassen in mm und Zahl der Individuen einer Klasse																
Nr. der Deszendenz	Nerven- farbe der Mutter- pflanze	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1—1911	R	—	—	—	1	3	2	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2—1911	R	—	—	—	2	1	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
1 × 2—1911	R × R	—	—	—	—	1	—	—	3	1	1	—	1	—	—	—	—	—
5—1911 (früh ausgesetzte Pflanzen)	R	—	—	—	—	1	—	—	7	3	2	2	—	—	—	—	—	—
5—1911 (spät ausgesetzte Pflanzen)	R	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	2	—	—	1
7—1911	r	1	3	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8—1911	r	1	4	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6—1914	R	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3	—	9	12	10	8	2	2
94—1914	R	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	—	4	1
95—1914	r	—	—	—	—	—	—	—	2	4	2	1	1	—	—	—	—	—

Aus der Tabelle geht hervor, dass sich die weissnervigen Pflanzen immer nach der Minusseite gruppieren. Die Mehrzahl der weissnervigen Pflanzen zeigen die kürzesten Früchte ihrer Deszendenzen und die übrigen sind sehr stark der Minusseite genähert. Besonders auffallend ist dies in der Nachkommenschaft 6—14. Hier sind sechsmal so viel rotnervige wie weissnervige Pflanzen gemessen, aber die Minusgrenze der Rotnervigen liegt höher als die durchschnittliche Länge der Weissnervigen. Alle gemessenen Pflanzen weissnerviger Deszendenzen nähern sich ebenso stark der Minusseite wie die einzelnen weissnervigen Individuen einer rotnervigen Nachkommenschaft. Es ist wohl deshalb sicher, dass derselbe Faktor, der rote Nervenfarbe verursacht, auch eine Reaktion in den Früchten hervorruft, so dass diese länger werden, während das Fehlen dieses Faktors gleichzeitig an weisser Nervenfarbe und an kürzeren Früchten erkennbar ist.

Vergleichen wir die 1911 und 1914 gemachten Messungen, so fällt ein Umstand sogleich in die Augen. Die Zahlen sind 1914 durchschnittlich höher als 1911. Einige Individuen der Nachkommenschaft 5—11 haben aber dieselbe Durchschnittslänge als die Deszendenzen 1914. In »*Oenothera* 1912» zeigte ich aber darauf hin (S. 104), dass diese Individuen später als die übrigen der Deszendenz blühten, weil

sie auch später ausgesetzt worden waren. Die Individuen der 1914 gemessenen Deszendenzen waren auch später in der Saison als die 1911-Kulturen ausgesetzt. Die Verschiebung der absoluten Länge der Früchte in den 1914-Deszendenzen ist also nur dadurch verursacht, dass die Früchte bei späterer und deshalb langsamerer Reife mehr der Länge nach wachsen als bei schnellerer Reife.

In bezug auf die Dichte des Fruchtstandes zeigt sich eine analoge pleiotrope Wirkung des Faktors R wie die bezüglich der Fruchtlänge soeben erwähnte. Die Weissnervigen haben durchschnittlich dichterem Fruchtstand, also kürzere Internodien der Infloreszenz als die Rotnervigen. In Fig. 3 und 4, S. 102 in »*Oenothera 1912*» habe ich dies illustriert. Auch dieser Unterschied ist messbar, leider hat mir aber die Zeit einer Bestätigung dieser schon für das blosse Auge ganz deutlich hervortretenden Differenz gefehlt. Die Anwesenheit des Faktors R bewirkt also hier wie bei den Früchten eine Verlängerung, die Abwesenheit eine Verkürzung des betreffenden Organs.

Eine dritte Differenz zwischen den Rot- und Weissnervigen bezieht sich auf die Blattspreite und betrifft sowohl die Farbe als die Ausformung dieses Organs. Die Blätter der rotnervigen Individuen haben einen nach graugrün hinübergehenden Farbenton, während der der weissnervigen dunkelgrün, fast blaugrün ist. Die Blattspreite der ersteren ist fast ganz flach oder nur mit schwächeren Buckeln versehen, die der letzteren aber stark buckelig und ihre Spitze ist oft gedreht. Da diese Differenzen ziemlich stark durch äussere Faktoren beeinflusst werden, und zwar ungleich stark je nach dem Alter der Pflanze, werden sie oft bei Pflanzen verschiedener Entwicklungsstufen ausgeglichen. Rotnervige Pflanzen, die zufolge späterer Aussetzung ihre Stengel später als weissnervige treiben, haben sogar oft stärker buckelige Blätter als diese. Vergleicht man indessen Pflanzen derselben Entwicklungsstufe, ist jedoch die erwähnte Differenz nicht zu verkennen. Die Charaktere der Blätter der rotnervigen Pflanzen nähern sich denen der Kombinanten der *rubrinervis*-Gruppe, während die der Weissnervigen an die *gigas*- und *lata*-Kombinanten erinnern. Die betreffenden Differenzen zwischen den erwähnten Kombinanten sind aber grösser als zwischen den beiden Typen der *O. Lamarckiana*; jene bezeichnen die Extreme einer Variation, die schon bei *O. Lamarckiana* zu konstatieren ist.

In der Pigmentierung der Knospen ist auch eine Differenz zwischen den rot- und weissnervigen Pflanzen zu sehen, da die ersteren stärker braunrot gefärbte Knospen als die letzteren haben. Auch in dieser Hinsicht nähern sich die Rotnervigen den Kombinanten der *rubrinervis*-Gruppe, die Weissnervigen denen der *gigas-lata*-Gruppe.

Wie ich oben auseinandergesetzt habe (S. 7—8, 19) gibt es auch zwischen den Rot- und Weissnervigen Differenzen physiologischer Eigenschaften wie Keimungsenergie und Winterfestigkeit.

Sämtliche diese durch den Faktor für Rotnervigkeit verursachten Differenzen sind bei *O. Lamarckiana* konstatiert. Zwischen der Riesenkombinante *gigantea* und

der DE VRIESSchen *gigas* sind habituelle Differenzen zu konstatieren, die auch zum grossen Teil von dem Faktor R abhängen. *Gigas* ist weissnervig und eine mehr ausgeprägte Riesenform als die rotnervige *gigantea*. Dass wirklich die An- oder Abwesenheit des Faktors R einen tiefgreifenden Einfluss auf den Riesentypus ausübt, ist auf zweierlei Art experimentell gezeigt. Die *gigantea* spaltet nämlich weissnervige Formen ab, die in bezug auf die Rieseneigenschaften sich der *gigas* stark nähern. Andererseits ist durch die Kreuzung *gigas* $\times$ *Lamarckiana* (rotnervig) der Faktor R in den *gigas*-Typus eingeführt worden. Der Bastard wurde *gigantea* sehr ähnlich, während DE VRIES von demselben Bastard berichtet, dass er *gigas* zum Verwechseln ähnlich wurde, offenbar weil er eine weissnervige *Lamarckiana*-Pflanze verwendet hat. Dass der Faktor R die Manifestation der Riesen-Charaktere hindert, also als ein Hemmungsfaktor zu betrachten ist, geht aus diesen Versuchen unzweideutig hervor.

Die vorgenommenen Experimente und Observationen über die Wirkung des Faktors für Rotnervigkeit zeigen, dass dieser eine Beeinflussung auf fast alle Organe der Pflanze ausübt. Die Reaktion des Faktors ist nicht nur eine Farbenreaktion in den Blattnerven, sondern sie dirigiert auch die Form und Gestaltung verschiedener Organe, sowohl vegetative als florale. Er zerlegt den Durchschnittstypus der *O. Lamarckiana* in zwei Phänotypen, die habituell verschieden sind, wenn auch die Habitusänderung nicht so stark ist wie zwischen *O. Lamarckiana* und den Kombinantanten.

8. Zusammenfassung der Resultate der Experimente mit dem Faktor für Rotnervigkeit.

Der Faktor für Rotnervigkeit (R) spaltet bei *Oenothera Lamarckiana* und ihren Neukombinantanten monohybrid nach der MENDELSchen Regel. Die abgespalteten Rezyssiven sind sowohl bei Selbstbestäubung als bei Kreuzung unter sich konstant.

Die Spaltung wird indessen von mehreren Komplikationen bei der Zygoten- und Gametenbildung begleitet, die das monohybride Zahlenverhältnis 3:1 mehr oder weniger umformen.

Die erste Komplikation wird dadurch verursacht, dass keine positiven Homozygoten, also keine RR-Pflanzen, gebildet werden können. Bei der Annahme dass die RR-Zygoten gebildet, aber nicht lebensfähig wären, würde das Zahlenverhältnis 2:1 zu erwarten sein. Gefunden ist aber 2,68:1, also eine höhere Zahl als erwartet, die sich mehr 3:1 nähert.

Dies wird durch folgende Annahmen erklärlich. Die RR-Zygoten werden nicht gebildet und nachher eliminiert, sondern sie können nicht einmal realisiert werden. Die Kopulation zweier R-Gameten kann also, wohl aus physiologischen Gründen (einer Art von »Genen-Selbststerilität«), nicht stattfinden, welchen Prozess ich mit dem Terminus »Prohibition« bezeichnet habe, um hervorzuheben, dass keine Eliminierung gebildeter Zygoten, sondern dass eine Hinderung der Bildung einer erwar-

teten Kombination stattfindet. — Die »roten« Eier, die nicht von »roten« Pollenzellen befruchtet werden können, werden aber statt dessen von immer im Überschuss befindlichen »weissen« Pollenzellen befruchtet. Wurden alle »roten« Eier auf diese Weise »ersetzend« befruchtet, musste tatsächlich das Verhältnis 3 : 1 erhalten werden (statt RR, Rr, rR und rr werden die Kombinationen Rr, Rr, rR und rr gebildet). — Da man indessen Zahlenverhältnisse findet, die zwischen 2 : 1 und 3 : 1 liegen und deren *summa summarum* 2,68 : 1 ist (Spaltung 2967 : 1106), ist dies so zu erklären, dass die »roten« Pollenschläuche, obgleich sie keine Befruchtung ausführen können, jedoch in einigen Fällen das Eindringen der ersetzenden »weissen« Pollenschläuche hindern (vielleicht durch Hineinwachsen in die Mikropyle), was ein geringeres Defizit an Rotnervigen zu Folge haben muss. Es ist ja auch nicht unwahrscheinlich, dass in selteneren Fällen eine Kernenverschmelzung stattfinden kann, was ein ähnliches Defizit verursacht, weil nachher eine Eliminierung der Zygoten die Folge wird.

Ausser den Komplikationen bei der Zygotenbildung sind ebensolche auch bei der Gametenbildung zu konstatieren. In einigen Fällen sind Zahlenverhältnisse konstatiert (bei dem Riesentypus *gigantea*, *O. biennis* und in einem Fall auch bei *O. Lamarckiana*), die, wie es scheint, mit einer monohybriden Spaltung gar nicht vereinbar sind, sondern ein Ausdruck der durch die Homozygoten-Prohibition modifizierten polymeren Verhältnisse 8 : 1 (15 : 1), 26 : 1 (64 : 1) und 80 : 1 (255 : 1) zu sein scheinen. Es ist jedoch fraglich, ob wir es hier mit Polymerie zu tun haben. Die Zahlenverhältnisse kann man nämlich auch durch die Annahme einer Reduplikation der R-Gameten (monofaktorieller Reduplikation) verständlich machen. Eine monohybride Spaltung fällt mit der Annahme dieser Komplikation so aus, als ob wir mehrere gleichsinnige Faktoren für Rotnervigkeit hatten, und die weissnervigen Individuen werden in einem sehr kleinen Prozentsatz abgespalten. Dass es sich um Reduplikation und nicht Polymerie handelt, wird dadurch wahrscheinlich, dass einige Deszendenz, die in niedrigen Zahlenverhältnissen gespalten haben, Nachkommenschaften ergeben, die höhere Spaltungszahlen zeigen. Aus einer Deszendenz, die eine scheinbar dihybride Spaltung ergeben hat, habe ich Nachkommenschaften erhalten, die eine tri- oder tetramere Spaltung vorgetäuscht haben. Dies ist mit einer Annahme von Polymerie nicht zu vereinbaren, weil dann nur niedrigere Spaltungen aus höheren erhaltbar sind, nicht aber höhere aus niedrigeren. Bei dihybrider Reduplikation (Verkoppelung und Repulsion) ist auch der Übergang einer niedrigen Spaltung in eine höhere konstatiert.

Bezüglich der morphologischen Manifestation des Faktors für Rotnervigkeit ist zu bemerken, dass er nicht nur in den Blattnerven eine sichtbare Reaktion hervorruft, sondern die verschiedensten Organe der Pflanze beeinflusst. Die *O. Lamarckiana* wird deshalb je nach der An- oder Abwesenheit des Faktors in zwei habituell verschiedene Phänotypen zerlegt.

9. Ähnliche Komplikationen wie die der Rotnervigkeit der *O. Lamarckiana* bei anderen Arten.

Es ist also möglich, die Vererbungsweise des Faktors für Rotnervigkeit in die MENDELSchen Spaltungserscheinungen einzufügen. Es ist nur noch zu erörtern, ob die Komplikationen, die die Spaltungszahlen umformen, nur *O. Lamarckiana* eigen sind, oder ob sie auch bei anderen Organismen konstatiert sind. Denn findet man sie bei anderen Pflanzen- oder Tierarten und werden sie hier nicht als Ausnahmen von einer MENDELSpaltung betrachtet, so liegt ja kein Grund vor, sie bei *O. Lamarckiana* als Variabilitätserscheinungen *sui generis* zu betrachten, nur weil sie die Zahlenverhältnisse komplizieren.

Fragen wir uns zuerst, ob das Ausbleiben einer erwarteten Kombinationsklasse anderswo angetroffen ist. Es ist tatsächlich in mehreren Fällen, sowohl aus dem Pflanzen- als Tierreich, konstatiert.

Der erste Fall wurde schon in den ersten Jahren der MENDELForschung von CUÉNOT (17) bei einer gelben Mäuserasse, die nie konstant erhalten werden konnte, gefunden, und seine Observation ist später von verschiedenen Forschern [MISS DURHAM (33), CASTLE und LITTLE (14), DAVENPORT (17 b), MORGAN (107 a), HAGEDOORN (77 a)] an einem grossen Material bestätigt worden.

Ein zweiter Fall aus dem Tierreich ist von GÉROULD (73) bei *Colias philodice* gefunden, wo auch eine Klasse von Homozygoten nicht gebildet wird.

Bei Pflanzen ist ein Fall von PHILIPPE DE VILMORIN (128) gefunden, der vollkommen mit dem bei *O. Lamarckiana* übereinstimmt. In zwei Weizensorten traf er je eine Pflanze an, die nur halb so lang wie die Durchschnittspflanzen der Sorten waren. Diese Zwerge konnten nicht konstant erhalten werden, sondern spalteten immer langwüchsige Individuen ab, die konstant züchteten. Die Spaltungszahlen schwankten zwischen 2:1 und 3:1. Also eine völlig parallele Erscheinung zu der Spaltung der Rotnervigkeit bei *O. Lamarckiana*.

Bei der Spaltung der Blüten- und Knollenfarbe bei den Kartoffeln scheint es auch nicht möglich zu sein, positive Homozygoten zu erhalten. Augenblicklich habe ich 46 Nachkommenschaften mit gefärbten Blüten aufgezogen. Von diesen haben 43 eine Abspaltung weissblühender Pflanzen gezeigt. Da die übrigen 3 Nachkommenschaften eine sehr kleine Individuenzahl gehabt haben (9, 8 und 2 Individuen) ist ihre Konstanz ohne Zweifel nur scheinbar. Von 20 Nachkommenschaften mit gefärbten Knollen, deren Farbe unabhängig von der Farbe der Blüte spaltet, haben alle Spaltung gezeigt¹. Dasselbe Resultat zeigen Versuche von SALAMAN (115) und FRUWIRTH (36) in allen Fällen, wo die Nachkommenschaften so gross sind, dass man ein Urteil über Spaltung oder Nichtspaltung wagen kann.

Zu diesen Fällen ist noch der von BAUR bei *Antirrhinum majus* gefundene zu rechnen, wo von einer heterozygoten *aurea*-Varietät immer grüne positive Homo-

¹ Nur ein kleiner Teil des Materials der diesbezüglichen Versuche ist bis jetzt und zwar in schwedischer Sprache publiziert (Weibulls Årsbok 8 (1913), S. 4—18).

zygoten und weisse, nicht lebensfähige negative Homozygoten abgespaltet werden. Hier sind es also die Rezessiven, die nicht entwicklungsfähig sind, und hier werden die Zygoten gebildet, sterben aber früh ab.

Es sind noch einige Versuche zu erwähnen, wo eine gewisse Homozygotenklasse zwar nicht völlig fehlschlägt, wo aber die erwartete Spaltungszahl ein grosses Defizit zeigt, also ein partielles Fehlschlagen der Homozygoten eintritt. Einen derartigen Fall in bezug auf die positiven Homozygoten hat CORRENS für den Faktor, der die Bildung der blauen Kleberschicht bei dem Mais verursacht, gefunden, und einen anderen hat er bezüglich der negativen Homozygoten bei derselben Pflanze hinsichtlich eines Faktors, der Dextrin in Stärke umwandelt, konstatiert. — Über eine partielle Eliminierung der negativen Homozygoten bei Kreuzungen blauer und weisser Leinrassen hat neulich TINE TAMMES berichtet.

Durch mehrere Fälle sowohl aus dem Tier- als Pflanzenreich und für die verschiedensten Gattungen ist es also bewiesen, dass gewisse Homozygotenklassen gar nicht oder nur partiell gebildet werden können.

Was nun die zweite Komplikation bei der Spaltung der Rotnervigkeit betrifft, nämlich die Schwankung der Zahlenverhältnisse zwischen 2:1 und 3:1, was für eine Prohibition und keine Eliminierung sprechen sollte, so ist diese Erscheinung von den oben erwähnten Fällen bis jetzt bei den gelben Mäusen und bei dem Weizen konstatiert. Die Erklärung dieser Erscheinung wurde erstens von WILSON gemacht, gerade um den Widerspruch in den Versuchen von CUENOT zu lösen, dass er keine positiven Homozygoten erhielt, aber jedoch ein Zahlenverhältnis fand, das näher 3:1 als 2:1 lag¹. Für *Triticum* fand VILMORIN nicht nur eine Schwankung der Spaltungszahlen zwischen 2:1 und 3:1, sondern auch dass die Produktion entwickelter Samen pro Ähre bei den Zwergpflanzen herabgesetzt war, wohl entsprechend einer völligen Prohibition ohne Ersetzung der positiven ♂-Gameten durch negative bei der Befruchtung der positiven ♀-Gameten. Die Zwergpflanzen bildeten nämlich nur 50 Körner pro Ähre, während die langwüchsigen Pflanzen 59 Körner pro Ähre ansetzten. — Bei *O. Lamarckiana* sind vielleicht die in den Früchten zwischen den normalen Samen immer vorfindlichen staubartigen Rudimente der Samenanlagen als Ausdruck dieser völligen Prohibition zu betrachten².

Um die bei einigen Deszendenzten der *O. Lamarckiana*, der Kombinante *gigantea* und der *O. biennis* auftretenden Spaltungsverhältnisse, die höher als 3:1 ausfallen, zu erklären, habe ich angenommen, dass die R- und r-Gameten nicht im gewöhnlichen Verhältnis 1:1, sondern in den Verhältnissen 3:1, 7:1, 15:1 u. s. w. gebildet werden. Von dieser Annahme könnte man vielleicht geneigt sein zu sagen, dass sie mit dem Fundament des Mendelismus, dass nämlich die Gameten in gleicher

¹ Die summierten Zahlen der Versuche mehrerer Forscher über die Spaltungsverhältnisse der gelben Mäuse scheinen indessen dem Verhältnis 2:1 sehr nahe zu kommen (DURHAM 33, S. 167).

² In den Früchten der *O. Lamarckiana* haben wir ausserdem, wie RENNER gezeigt hat, scheinbar normale Samen, die aber kein oder nur ein sehr rudimentäres Embryo enthalten, die also der Ausdruck einer Zygoten-Eliminierung zu sein scheinen (vgl. S. 29).

Zahl gebildet werden, im Widerspruch stehe. Ich kann aber einwenden, dass man mit einer dergleichen Annahme schon lange operiert, um die komplizierten Reduplikationserscheinungen der Verkoppelung und Repulsion zu erklären, und es ist niemand eingefallen, dies als gegen den Mendelismus streitend zu betrachten. Man hat natürlich dann keinen Grund zu sagen, dass diese Erscheinungen, wenn sie bei *O. Lamarckiana* auftreten, sogleich eine nicht mendelsche, ganz andere Variabilitätsart als bei anderen Pflanzen bezeichnen, nur um die Meinung zu rechtfertigen, dass die Variabilität der *O. Lamarckiana* vor allem sonderbar sei. Übrigens ist es ja klar, dass die Annahme der Gametenbildung in gleicher Zahl uns nur als Arbeitshypothese wertvoll ist, so weit als sie auch die tatsächlich beobachteten Erscheinungen erklären kann, und in dieser Hinsicht hat sie uns mehr geleistet als fast jede andere Arbeitshypothese der Biologie und wird uns immer als die gewöhnlichste Form der Gametenbildung von fundamentaler Bedeutung sein. Wenn es aber möglich ist, durch eine Modifizierung dieser Regel auch neue Tatsachen unter die MENDELSchen Regeln der Spaltung und Rekombination, die also noch allgemeinere Gültigkeit als die Regel der Gametenbildung in gleicher Anzahl haben, zwanglos einzuordnen, muss wohl dies nur als eine fruchtbare Erweiterung der Gesichtspunkte betrachtet werden, was ja die nun so intensiv betriebenen Forschungen über Verkoppelung und Repulsion zu voller Evidenz gezeigt haben. Durch das Studium dieser Erscheinungen, für das eine Annahme einer Gametenbildung in ungleicher Anzahl die Voraussetzung war, sind BATESON und PUNNETT zu neuen und wertvollen Gesetzmässigkeiten in bezug auf die Bedeutung der Art der Zygotenbildung für die Art der Reduplikation (Verkoppelung oder Repulsion) gelangt. Auch haben sie zeigen können, dass die Reduplikationen nicht regellos verlaufen, sondern vornehmlich gewisse Serien entfalten, so die Serien 1:3:3:1, 1:7:7:1, 1:15:15:1, 1:31:31:1, 1:63:63:1. Schon aus den bis jetzt vorgenommenen Versuchen, die mehrere Arten und Gattungen sowohl aus dem Pflanzen- als dem Tierreich umfassen, ist es offenbar, dass wir es hier mit einer Gesetzmässigkeit, deren weitere Aufklärung für die MENDELForschung sehr fruchtbar sein wird, zu tun haben.

Bei *Oenothera* habe ich angenommen, dass die Gameten des einen Gliedes eines allelomorphen Paares redupliziert werden, während es bei den Verkoppelungs- und Repulsionserscheinungen um eine Reduplikation gewisser Gameten zweier allelomorphen Paare sich handelt. In diesem Unterschied liegt aber ebensowenig ein Gegensatz wie sich ein solcher zwischen monohybrider und dihybrider Spaltung findet. Die Reduplikation bei *Oenothera* ist also nur als ein einfacherer Fall derselben Erscheinungen, die man Verkoppelung und Repulsion genannt hat, zu betrachten. In allen beiden Fällen handelt es sich um dieselbe Ursache der Komplikation der MENDELzahlen, nämlich um eine Vervielfältigung gewisser Gameten.

Es ist ja möglich, dass die monofaktorielle Reduplikation eine Erscheinung ist, die auch in anderen Fällen, wo die Schwankungen einer monohybriden Spaltung beträchtlich sind, eine Erklärung der »schlechten« Zahlen geben kann. Bei oberflächlicher Betrachtung kann es wohl scheinen, dass wir hier zu einem Punkt ge-

langt wären, wo man so viele Annahmen machen könnte, dass überhaupt jedes Spaltungsverhältnis eine billige Erklärung finden könnte. Dagegen ist aber zu erwidern, dass wir in der Gamolyse durch Rückkreuzungen ein Mittel haben, eine angenommene Reduplikation zu verifizieren. Wir sind wohl jetzt so weit in der MENDELForschung gekommen, dass es kaum an einer allgemeinen Gültigkeit der MENDELSchen Spaltungs- und Rekombinationsregel gezweifelt werden kann, wenn auch die Zahlenverhältnisse durch die Reaktionsweise der Faktoren oder durch Unregelmässigkeiten bei der Gameten- oder Zygotenbildung von den »regelrechten« bedeutend abweichen können. Ebenso wenig als man in der Chemie für eine komplizierte Verbindung, deren atomistische Formel man nicht ermittelt hat, eine nicht atomistische Struktur annimmt, ebensowenig ist es wohl in der Biologie berechtigt, *a priori* MENDELSpaltung zu verneinen, wo die Spaltungszahlen nicht sogleich in einem einfachen mono- oder polyhybriden Schema eingeordnet werden können. Unter diesen Gesichtspunkten scheint es mir ebenso verfehlt, die Reduplikation als eine nicht MENDELSche und nur zu Willkürlichkeiten führende Annahme zu betrachten, genau so als ob man in der Chemie behauptete, dass z. B. das Ozon gar nicht mit Sauerstoff verwandt sein könne, weil es nicht zwei Atome in dem Molekül hat, oder dass die Eiweissverbindungen nicht denselben Gesetzen wie die einfacheren chemischen Verbindungen gehorchen. Was wir aber vor allem zu wünschen haben sind tiefgehende und klare Analysen, da wo Regellosigkeit zu herrschen scheint, und um dies zu erreichen, gibt uns die MENDELSche Spaltungsregel ein Mittel in die Hand, das nicht hoch genug geschätzt werden kann, und das nichts an Bedeutung dadurch verliert, dass diese Tatsache von mehreren Seiten nicht verstanden, unterschätzt oder schlechtweg verneint wird.

Nachdem ich bewiesen habe, dass die Komplikationen bei der Zygoten- und Gametenbildung der *O. Lamarckiana* gar nicht als für diese Art eigentümlich betrachtet werden können, sondern ziemlich verbreitete Erscheinungen sowohl im Pflanzen- als im Tierreich sind, ist noch in bezug auf die Pleiotropie des Faktors R zu erforschen, ob diese Erscheinung bei anderen Organismen konstatiert worden ist.

Abgesehen von den in der Züchtungsliteratur vorliegenden ebenso zahlreichen wie unsicheren Angaben über Korrelationen, die wohl meistens nur ausdrücken, welche Charaktere durchschnittlich zusammen angetroffen werden, sind auch in den experimentellen Versuchen während der letzten Jahre Fälle gefunden, wo mehrere Eigenschaften immer zusammen vererbt werden, wo also ein und derselbe Faktor seine Wirkung diffus durch die Pflanze ausübt.

Das klassische Beispiel von *Pisum*, wo die Farbe der Blüten und die der Samen von einem einzigen Faktor abhängen, ist ja schon eine Illustration der zu ermittelnden Tatsache. Ähnliche pleiotrope Wirkung eines Faktors auf sowohl Blüten- als Samenfarbe ist auch bei *Lupinus angustifolius* nach den Untersuchungen von FRUWIRTH (35, S. 130) und KAJANUS (92, S. 236) zu finden, indem die blau-blühenden Pflanzen dunkle Samenfarbe, die weissblühenden weisse Samenfarbe haben. — Mit anderen sehr instruktiven Fällen von Pleiotropie hat uns NILSSON-

EHLE bekannt gemacht. So fand er, dass alle wesentlichen Blütenmerkmale, die *Avena fatua* und *Avena sativa* trennen (Begrannung, Behaarung der Rachis, Behaarung am Callus, Ringwulstbildung für Abgliederung der Samen) zusammen vererbt werden, also von ein und demselben Faktor dirigiert werden (109, S. 15—19). Andere pleiotrope Faktoren waren gleichzeitig an der Ligulabildung und der Form der Rispe (108, S. 78—81) oder an der Farbe der Spelzen und der Grannenbildung (110) beteiligt. — Weiter hat CORRENS für die *calycanthema*-Form von *Campanula medium* gezeigt, dass die Umwandlung des Kelches in Krone mit starker Herabsetzung der Fruchtbarkeit verbunden ist (16). — BAUR hat bei *Antirrhinum majus* gefunden, dass der Grundfaktor für Blütenfarbe auch die Bedingung für das Auftreten von gefärbtem Zellsaft überhaupt in der Pflanze und für die normale Ausbildung der Blattfarbstoffe ist (10). — KAJANUS hat bei *Brassica* und *Trifolium* weitere pleiotrope Fälle konstatiert. Derselbe Faktor, der bei *Brassica napus* oder *rapa* die gelbe Fleischfarbe der Wurzel bedingt, übt auch seine Wirkung bei der Gelbfärbung der in den Mieten während des Winters ausgebildeten etiolierten Blättern und in den Blüten aus (91, S. 226). Bei *Trifolium pratense* ist eine blaue Blütenfarbe immer mit orangebrauner Samenfarbe verbunden (93, S. 768).

Die Beispiele der Pleiotropie liessen sich leicht sowohl für Pflanzen wie für Tiere vermehren (vgl. BAUR 10, S. 129—138). Schon aus dem Mitgeteilten geht indessen klar hervor, dass die pleiotrope Wirkung eines Faktors eine Erscheinung ist, die durchaus nicht nur auf *Oenothera* beschränkt ist. Vielleicht wird es sich vielmehr bei genaueren Studien zeigen, dass die gewöhnliche Manifestation eines Faktors die pleiotrope ist.

10. Anwendung der beim Studium des Faktors für Rotnervigkeit gewonnenen Resultate auf die Mutabilitätserscheinungen der *O. Lamarckiana*.

Ehe ich darauf eingehe, die Übereinstimmung zwischen der Spaltung des R-Faktors und der Abspaltung der Kombinanten bei *O. Lamarckiana* klarzulegen, muss ich erst eine Zusammenstellung der Tatsachen machen, die nach DE VRIES und den Verteidigern der Mutationstheorie dafür sprechen, dass die Produktion aberranter Phänotypen bei *O. Lamarckiana* eine Variabilitätserscheinung *sui generis* ist, die sich speziell dadurch auszeichnet, dass sie nichts mit MENDELSpaltung übereinstimmendes hat (DE VRIES 147, S. 14).

Die Variabilitätserscheinungen, die speziell für *O. Lamarckiana* charakteristisch sein sollten, können in folgenden Sätzen zusammengefasst werden.

1. Aus *O. Lamarckiana* entstehen plötzlich und diskontinuierlich neue Phänotypen, die richtungslos gebildet werden und die meistens konstant sind.
2. Der Mutationsprozess schreitet immer fort. Die Art befindet sich in einer Mutationsperiode. Konstante, nicht mutierende *Lamarckiana*-Pflanzen können also nicht erhalten werden.

3. Die Spaltung bei den Mutationskreuzungen tritt schon in F_1 ein.
4. Die Mutanten sind in allen Organen von der Stammart verschieden, sind also Habitusänderungen.
5. Die Zahlenverhältnisse, in denen die neuen Phänotypen abgespaltet werden, zeigen keine Übereinstimmung mit MENDELZahlen.

Sehen wir nun zu, ob die bei dem Studium der Rotnervigkeit gewonnenen Erfahrungen etwas Licht über die erwähnten Unregelmässigkeiten werfen können!

Zu dem ersten Punkte ist zu bemerken, dass die plötzliche Entstehung einer neuen, diskontinuierlichen Eigenschaft oder eines neuen Phänotypus durchaus nicht beweist, dass ein Mutationsprozess die Ursache der Abänderung ist. Dies zeigt uns die MENDELSche Forschung in einer Fülle, die eine Diskussion über die Eigenart dieser Erscheinung für *O. Lamarckiana* ganz unnötig macht. Ist nur eine Voraussetzung, nämlich die Heterozygotie, erfüllt, so treten auch plötzlich, aber nicht unerwartet, neue Formen auf, die auch von der Stammform diskontinuierlich getrennt sein können. Das Entstehen der Weissnervigen aus den Rotnervigen bei *O. Lamarckiana* illustriert übrigens die betreffende Erscheinung. Die Weissnervigen gehen ja aus den Rotnervigen plötzlich und diskontinuierlich hervor.

Was den zweiten Punkt betrifft, könnte es ja scheinen, als ob das stetige Abspalten neuer Phänotypen bei *O. Lamarckiana* eine ganz eigentümliche Variabilität ausdrückte. Nach der für den R-Faktor konstatierten Erscheinung, dass keine positiven Homozygoten gebildet werden können, ist dies aber nicht mehr der Fall. Denn wenn auch die Eigenschaften, die die aberranten Phänotypen als negative Homozygotenkombinationen abspalten, sich so wie der Faktor R verhalten, also nie positiv homozygotisch realisierbar sind, so ist es natürlich nicht möglich, eine konstante *Lamarckiana*-Pflanze zu erhalten, sondern die Rekombination, die zu der Produktion aberranter Neukombinanten führt, muss sich **immer** wiederholen. Die bei *O. Lamarckiana* konstatierte Homozygoten-Prohibition erklärt also völlig, weshalb die Art sich in einer »Mutationsperiode« befindet.

Die Homozygoten-Prohibition erklärt auch zwanglos die unter dem dritten Punkte angeführte Eigentümlichkeit der *O. Lamarckiana*. Kann man nämlich keine positiven Homozygoten erhalten und repräsentieren die neuen Phänotypen negative Homozygoten-Kombinationen, so wird **jede** Kreuzung zwischen *Lamarckiana* und Kombinante eine Rückkreuzung Heterozygote $\times$ negative Homozygote, und sie muss deshalb immer schon in F_1 aufspalten. Die Homozygoten-Prohibition legt also auch klar, warum die »Mutationskreuzungen« nicht, wie es gewöhnlich bei der MENDELSpaltung der Fall ist, erst in F_2 aufspalten. Zwischen den beiden Spaltungsformen besteht folglich kein prinzipieller Gegensatz, wie DE VRIES behauptet hat.

Was den vierten Punkt betrifft, legt DE VRIES ein grosses Gewicht darauf, dass die Kombinanten in fast allen Organen von der Stammart verschieden sind. Er meint nämlich, dass dies für ein neues Artmerkmal — also für eine elementare Art — charakteristisch sei, während die Varietäten sich gewöhnlich nur in einem einzigen Charakter von der Stammart unterscheiden sollen. Nun sehen wir aber, dass es innerhalb von *O. Lamarckiana* zwei Phänotypen gibt, die in fast allen Organen verschieden sind, was indessen auf die pleiotrope Wirkung eines einzigen mendelnden Faktors beruht. Die korrelative Veränderung aller Organe bei den aberranten Phänotypen der *O. Lamarckiana*, die »Habitusänderung«, ist also eine Erscheinung, die keiner besonderen Deutung bedarf, nämlich das Hinzukommen eines neuen Artmerkmals, wie DE VRIES meint, denn sie ist auch bei dem mendelnden Faktor R innerhalb von *O. Lamarckiana* zu konstatieren.

Zuletzt ist noch der fünfte Punkt zu erörtern, auf den augenblicklich sehr grosses Gewicht gelegt wird. DE VRIES, GATES und SHULL vertreten alle die Ansicht, dass die Spaltungszahlen bei *O. Lamarckiana* keine Beziehungen zu gewöhnlichen MENDELzahlen zeigen und schliessen aus dem »ignorabimus«, dass eine Variabilität *sui generis*, die mit Mendeln nichts zu tun hat, bei *O. Lamarckiana* anzunehmen ist. Jedoch hat ja schon DE VRIES gefunden, dass gewisse Kombinanten, wie *brevistylis* und in einigen Bastardverbindungen auch *nanella*, ein typisches Mendeln zeigen. Wenn auch schon diese Tatsache zur Vorsicht in bezug auf die Beurteilung der Variabilitätsgesetze der anderen »Mutanten« warnt, so ist es wohl, nach den vielen Komplikationen der einfachen MENDELzahlen, die während der letzten Jahre der MENDELForschung aufgeklärt worden sind, noch mehr gewagt, *a priori* eine mendelsche Erklärung zurückzuweisen, ehe man wirklich eine ernste faktorielle Analyse der *O. Lamarckiana* versucht hat.¹ Ich brauche nur darauf hinzuweisen, welche Menge von »unregelmässigen« Spaltungsverhältnissen die Entdeckungen der epistatischen, synthetischen, polymeren und hemmenden Faktoren klargelegt haben. Auch sind durch Unregelmässigkeiten bei der Gameten- oder Zygotenbildung ausserordentlich stark »gestörte« Mendelzahlen aufgeklärt worden. Da es sich gezeigt hat, dass wir bei *O. Lamarckiana* mit Unregelmässigkeiten bei der Zygotenbildung (Prohibition) und der Gametenbildung (Reduplikation) zu tun haben, und da ich später zeigen werde, dass gewiss auch mit Polymerie und Epistasie zu rechnen ist, so ist zu erwarten, dass die »regelrechten« MENDELzahlen beträchtlich umgeformt werden müssen. Die gefundenen Zahlenverhältnisse sind unerwartet, brauchen daher aber nicht unerklärbar zu sein.

¹ Sowohl die DE VRIESschen Versuche der letzten Jahre als die von GATES beziehen sich auf Artbastarde, wodurch also das Problem noch mehr verwickelt wird. SHULL hat mit einer *rubricalyx* experimentiert, die aber gewiss aus einem Artbastard *grandiflora* $\times$ *rubricalyx* stammt.

Aus den Resultaten der Analyse des Faktors für Rotnervigkeit kann man also sehr wichtige Schlüsse auf den Abspaltungsvorgang der aberranten Typen bei *O. Lamarckiana* ziehen. Alle die scheinbar eigenartigen Variabilitätserscheinungen, die *O. Lamarckiana* aufzuweisen schien und die das Aufstellen der Theorie der Mutation von DE VRIES veranlasst haben, sind durch die klargelegten Komplikationen der Spaltung des mendelnden Faktors R **prinzipiell durchaus verständlich**.

Es ist deshalb gar nicht zu bezweifeln, dass *O. Lamarckiana* unter Berücksichtigung der Methode der reinen Linien von JOHANNSEN (hier metodisch als das Hervorbringen engster Faktorenkomplexe aufgefasst, da reine Linien in der Fassung konstanter homozygoter Genotypen bei *O. Lamarckiana* nicht vorzukommen scheinen) und der mit den vielen Erfahrungen der letzten Jahre erweiterten MENDELSchen Spaltungsregeln völlig analysiert werden kann.

Ich muss hier besonders die Wichtigkeit der »reinen Analyse« betonen, da es sich während der letzten Jahre gezeigt hat, dass die *Oenothera*-Forscher das Problem mehr und mehr zu komplizieren geneigt gewesen sind. Fast alle haben das Experimentieren mit *Oenothera Lamarckiana* verlassen und nehmen nunmehr nur Artkreuzungen vor, als ob die »Mutationserscheinung« auf diese Weise leichter zu lösen wäre. Das ist durchaus verkehrt, falls man nicht den Wunsch hat, die Gesetzmässigkeit noch mehr zu verschleiern, um daraus die Prämissen einer Variabilität *sui generis* beizubringen.¹ Denn wer geht bei anderen Pflanzenarten so vor, dass er, um die Erbliehkeitsverhältnisse einer abweichenden Form einer Art zu ermitteln, die Art mit einer ganz anderen Art kreuzt? Dass auf diese Weise viele interessante Tatsachen ermittelt werden können, daran ist nicht zu zweifeln, aber ebensowenig daran, dass man von der Lösung des ursprünglichen Problems sich weit entfernt hat.

Zusammenfassend möchte ich die Übereinstimmung der Vererbungserscheinungen des Faktors für Rotnervigkeit und der »Mutabilität« der *O. Lamarckiana* so ausdrücken, dass **die Spaltungsverhältnisse der Rotnervigkeit den einfachsten Fall der Mutabilität demonstrieren**. Denn diskontinuierlich abweichende, in fast allen Organen abweichende weissnervige Pflanzen gehen aus den rotnervigen hervor, und dieser Prozess wird immerfort wiederholt. Gewöhnlich ist diese Spaltung eine einfache Mendelspaltung, in anderen Fällen werden die Zahlenverhältnisse so auf ein Übergewicht an Rotnervigen verschoben, dass die Weissnervigen in einem ebenso geringen

¹ GATES führt die reziproken Kreuzungen zwischen *O. rubricalyx* und *O. grandiflora* so aus, dass er in einem Falle eine *grandiflora*-Pflanze, die aus Alabama (Amerika) stammt, anwendet, im anderen eine *grandiflora*-Pflanze von Birkenhead (England), wo die *grandiflora* in Beständen mit *Lamarckiana*- und *biennis*-ähnlichen Formen vorkommt!

Prozentsatz aus den Rotnervigen wie die »Mutanten« aus *O. Lamarckiana* hervorgehen. Die konstatierten Komplikationen der Vererbungsweise des Faktors für Rotnervigkeit sind keine anderen als die bei anderen Pflanzen- und Tierarten gefundenen, die bei diesen als typische Mendelphänomene betrachtet werden.

V. Das Hervorbringen aberranter Phänotypen (Kombinanten) bei *O. Lamarckiana*.

1. Die Methode der Analyse.

Wenn uns auch die bei dem Studium des Faktors für Rotnervigkeit gewonnenen Erfahrungen die Variabilitätsprinzipien der *Oenothera Lamarckiana* verständlich machen, so ist noch viel analytische Arbeit nötig, um die faktorielle Konstitution der Art klarzulegen. Dies kann indessen auf zwei Wegen erreicht werden, nämlich einerseits durch strenge Reinzüchtung während mehrerer Generationen, anderseits durch Kreuzung der aberranten Formen unter sich und mit der Stammart. Eine diesbezügliche Analyse hat ja schon DE VRIES in grossem Umfang während der früheren Jahre seines Experimentierens vorgenommen. Leider liegen alle seine Versuche über die Kombinantenabspaltung der *Oenothera Lamarckiana* vor dem Jahre 1900, also vor der Weiterentwicklung der MENDELSchen Forschung und vor dem Präzisieren des Principes der reinen Linien von JOHANNSEN, warum er auch nach einer Methode gearbeitet hat, die ja nunmehr nicht als einwandfrei betrachtet werden kann. Denn erstens hat er, obgleich er wohl meistens Selbstbestäubung vorgenommen hat, die verschiedenen Nachkommenschaften nicht getrennt gehalten, zweitens ist er von der falschen Vorstellung ausgegangen, dass *O. Lamarckiana* eine Elementarart mit nur »nicht erblicher« Variation sei. Seine experimentell ermittelte Tatsache, dass neue Phänotypen aus *O. Lamarckiana* plötzlich hervorgehen, ist natürlich richtig, um aber die Frage zu entscheiden, ob auch seine Deutung dieser Erscheinung richtig ist, dazu reicht seine experimentelle Methode nicht aus, da es später experimentell bewiesen ist, dass *O. Lamarckiana* keine Elementarart ist (*»Oenothera 1912«*, s. 100—113). BATESON drückt diese Kritik treffend aus, als er sagt, dass »de Vries has freely applied names to special combinations of characters and has scarcely ever instituted a factorial analysis.«

In meinen Versuchen seit 1907 habe ich nun immer strenge Reinkultur gebraucht, um das Material in Deszendenzen und Deszendenzreihen zu zerlegen,¹

¹ Ich habe in *»Oenothera 1912«* den Terminus »Linie« angewandt, um die Nachkommenschaften meiner Mutterpflanzen zu bezeichnen. Da indessen JOHANNSEN seinen Ausdruck »Linie« nur in der Bedeutung »reine Linie« gebraucht haben will, ist ein Ausdruck, der nur Reihen von

in der Hoffnung, dass diese je nach der genotypischen Konstitution der Mutterpflanze verschiedene Kombinantentypen abspalten mussten.

2. Die Kombinanten meiner Kulturen.

Ehe ich auf die Kulturversuche eingehe, gebe ich eine Übersicht der in meinen Versuchen aufgetretenen aberranten Kombinant, speziell weil diese mit einigen Ausnahmen andere sind als die in den Versuchen von DE VRIES gefundenen.

In »*Oenothera* 1912« habe ich die Phänotypen meiner Kulturen mit der Bezeichnung Komb. 1, Komb. 2 u. s. w. benannt, teils um ihre Entstehung als Neukombinationen hervorzuheben, teils um die Benennung, die ja so leicht in systematische Wertschätzung überschlägt, zu umgehen. Später habe ich es für praktischer gehalten, die aberranten, leicht erkennbaren Phänotypen mit einem konventionellen Terminus zu bezeichnen, weil derselbe bei dem Vergleich der Typen der verschiedenen Forscher für das Gedächtnis eine bessere Stütze ist als die in dieser Hinsicht schwer fixierbaren Bezeichnungen Komb. 1, Komb. 2 u. s. w. Ich muss indessen scharf betonen, dass ich die Typen gar nicht als Genotypen betrachte, sondern nur als Phänotypen. Dass ein bestimmter Phänotypus gegenüber *O. Lamarckiana* in gewissen Eigenschaften genotypisch verschieden ist, ist klar, aber unter demselben äusseren, aberranten Typus können anderseits verschiedene Genenkomplexe verstecken, wie weiter unten noch zu diskutieren ist. Die Kombinant sind deshalb ebensowenig wie *O. Lamarckiana* elementare Arten, obgleich sie wohl diskontinuierliche, sehr leicht erkennbare Phänotypen bilden (mit Ausnahme jedoch der Riesentypen).

Im folgenden gebe ich eine Übersicht der Phänotypen, die in meinen Kulturen abgespaltet sind. Ich hatte beabsichtigt, durch photographische Aufnahmen alle Typen mehr treffend als es durch eine Beschreibung geschehen kann zu demonstrieren. Leider wurden aber die Pflanzen, die im letzten Jahr für die Aufnahme bestimmt worden waren, durch einen Sturm stark beschädigt, weshalb ich von einigen Typen gar keine Bilder erhalten konnte.

Nanella-Gruppe.

Nanella-Typus.

Ist gerade derselbe Typus wie der de VRIESsche. Er kommt in meinen Kulturen meist in der kranken Form vor. Fig. 1 (links) zeigt in Vergleich mit *Lamar-*

Nachkommenschaften bezeichnet, ohne etwas über ihre genotypische Beschaffenheit auszusagen, sehr erwünscht.] JOHANNSEN schlägt »Deszendenz-Reihen« vor (90, S. 646), welchen Ausdruck ich auch im folgenden mit der Verkürzung D-Reihe oder nur Reihe benutze. Mit der Bezeichnung D₁, D₂ u. s. w. gebe ich die Nummer einer Generation nach einer willkürlich gewählten Mutterpflanze an.



Fig. 1. *O. Lamarckiana* (rechts) und die krankhafte Form von *nanella* (links).



Fig. 2. Der *nanella*-Typus. Rechts ein kranker Zweig, links ein gesunder.

kiana (rechts) diese sehr winzige Form des Typus. Fig. 2 zeigt eine Pflanze, die rechts einen kranken Zweig aufweist, wo die Blütenknospen unentwickelt, deformiert oder grösstenteils abgefallen sind, links einen fast gesunden Zweig, wo man normale Blütenknospen sieht. — Aus dem später erwähnten *rubrisepala*-Typus habe ich Zwerge erhalten, die rot pigmentierte Knospen hatten, und die fast ganz gesund gewesen sind.

Lata-Gruppe.

Lata-Typus.

Das Aussehen dieses Typus hängt von der Nervenfarbe sehr auffallend ab. Die rotnervigen *lata*-Pflanzen sind nämlich in bezug auf die

lata-Charaktere nicht so extrem wie die weissnervigen, sondern die ersteren sind fast als »intermediär« zwischen den letzteren und *Lamarckiana* zu bezeichnen. Die rotnervigen *lata*-Pflanzen haben gewöhnlich auch etwas Pollen, nähern sich also in dieser Hinsicht dem *semilata*-Typus, während sämtliche weissnervige *lata*-Individuen meiner Kulturen ♂-steril gewesen sind. — Dem *lata*-Typus schliesst sich ein Typus nahe an, den ich

Undulata-Typus

nenne, weil die Blätter, die länger und schmaler als die der *lata* sind, quer über die Spreite wellenförmig gebuckelt sind, also nicht unregelmässig grossbuckelig wie bei der *lata*. Der Typus ist ausgeprägt zweijährig, während sowohl die rot- als weissnervigen *lata*-Individuen fast regelmässig im ersten Jahre blühen. Er hat reichlichen Pollen und ist bei Selbstbestäubung fertil. Dieser Typus ist niemals als weissnervig angetroffen worden, sondern alle bis jetzt gefundenen Individuen sind rotnervig gewesen. Er nähert sich in bezug auf die Mehrzahl der Charaktere sehr den rotnervigen *lata*-Formen.

Cavifolia-Typus.

Ist nur einmal hervorgegangen. Stimmt mit *lata* in bezug auf seine völlige ♂-Sterilität, deformierte, dicke Narben, blasse Knospen und runzelige Blütenblätter überein. Die Blüten waren kleiner als bei der *lata*. Die Blätter wichen von sowohl *lata* als von *Lamarckiana* sehr stark ab. Sie waren langgestielt, ziemlich schmal, klein, stark zugespitzt, lebhaft grün, glänzend und hatten konkave Oberseite, waren also löffelförmig. Wie *lata* niedriger als *Lamarckiana*, aber mit dickem Stengel wie bei der letzteren, während *lata* einen schmäleren Stengel als *Lamarckiana* hat.

Gigas-Gruppe.

Gigas-Typus.

Der von DE VRIES beschriebene *gigas*-Typus ist in meinen Kulturen niemals abgespaltet worden, wohl aber mehrere andere Typen mit stärker oder schwächer ausgeprägten *gigas*-Eigenschaften. Für alle Typen, die durch *gigas*-Eigenschaften ausgezeichnet sind, wende ich die gemeinsame Bezeichnung »Riesen-Typen« oder »Riesen-Kombinanten« an.

Gigantea-Typus (= Komb. 7 in »Oenothera 1912«).

Die Differenzen dieses Typus gegenüber *gigas* habe ich in »Oenothera 1912« ausführlich erörtert (S. 132—135, Fig. S. 165). Er unterscheidet sich von *gigas* hauptsächlich durch stärkere Verästelung, stärker pigmentierte Knospen, rote Blattnerven und im allgemeinen durch weniger stark ausgeprägte Riesencharaktere.

Von den beiden erwähnten Typen weicht der

Excelsa-Typus

sehr stark ab. Dieser ist nicht unbedeutend hochwüchsiger als *Lamarckiana*, während *gigas* niedriger als diese ist. Die Blätter sind bedeutend breiter und kräftiger als bei *Lamarckiana*, und die Nebstengel und Seitenzweige sind spärlicher. Diese

Differenzen gehen aus Fig. 3, wo der Typus zusammen mit *Lamarckiana* photographiert ist, sehr deutlich hervor. Die Knospen sind dicker, die Blüten grösser, der Griffel und die Narben dicker, die Knospen blasser, die Früchte kürzer als bei *Lamarckiana*. Die Entwicklung des Typus ist auch langsamer als bei dieser, wes-



Fig. 3. *O. Lamarckiana* (links) und der *excelsa*-Typus (rechts). Sehr deutlich geht aus dieser Abbildung die grösseren Blätter, die spärlichere Verzweigung, die grössere Höhe und der dickere Stengel (vgl. speziell die Hauptinfloreszenzen) des *excelsa*-Typus hervor. Auch die grösseren Knospen und Blüten und die spätere Blüte (*O. Lamarckiana* ist fast abgeblüht) des *excelsa*-Typus sind ersichtlich.

halb die Blüte später eintritt. In allen den erwähnten Charakteren kommt der *excelsa*-Typus *gigas* nahe. Die Internodien sind aber länger als bei *gigas*, weshalb der Typus nicht den stark zusammengedrängten Wuchs der *gigas* hat. Die Früchte sind von *Lamarckiana*-Form (obgleich kürzer), nicht von der dicken Tonnenform der

gigas. Der Typus ist hochgradig selbststeril, so dass man bei Selbstbestäubung nur rudimentäre Kapseln mit fast keinem Samen erhält. Dies hängt von der schlechten Ausbildung des Pollens ab, der jedoch in ziemlich reicher Menge vorkommt. Denn

bei Kreuzung mit *Lamarckiana* und bei freiem Abblühen setzt der Typus nicht unbedeutend Samen an, während die Kreuzung der *Lamarckiana* mit dem Pollen des betreffenden Typus ohne Erfolg ist. Ich habe 5 Individuen geselbstet, immer aber Selbststerilität konstatiert. In dieser Hinsicht unterscheidet er sich sowohl von *gigas* als *gigantea*, die alle beide bei Selbstbestäubung reichlichen Samenansatz ergeben. — Der Typus kommt wohl dem von DE VRIES und STOMPS beschriebenen *semi-gigas*-Typus am nächsten.

Einen ebenso charakteristischen Phänotypus der Riesengruppe wie den *excelsa*-Typus bildet der

Stricta-Typus.

Der Stengel dieses Typus ist sehr dick und steigt fest und starr empor, ohne oder fast ohne Seitenzweige. Auch die Nebenstengel fehlen oder sind sehr spärlich ausgebildet (Fig. 4). Die Blätter sind aber gar nicht *gigas*-ähnlich, sondern ähneln viel mehr denen des *lata*-Typus [vgl. Fig. 5, wo *lata* (links) und *stricta* (rechts) zusammen aufgenommen sind], weil sie stark buckelig sind. Die Buckel sind aber nicht zerstreut wie bei *lata*, sondern geben der Spreite eine wellenförmige Ausformung wie bei dem *undulata*-Typus. Die Blattnerven sind nicht gerade, sondern geschlängelt. Die Blattstiele der Rosettenblätter steigen im unteren Teil fast gerade empor, biegen aber dann um, so dass die Spreite überhängend wird (Fig. 4 und 5). Die Blätter sind kleiner, schmaler und kürzer als bei *Lamarckiana* und *gigas*, von etwa gelblich grüner Farbe wie bei *lata*. Die Knospen sind sehr dick und kurz, die Blüten gross, der



Fig. 4. Der *stricta*-Typus.

Griffel und die Narben dick, die Früchte sehr kurz und tonnenförmig. In diesen letzt genannten floralen Eigenschaften stimmt der Typus vollkommen mit *gigas* überein, ebenso wie hinsichtlich des dicken Stengels und der sehr spärlichen Verästelung. Die Blätter waren aber, wie schon erwähnt, nicht *gigas*-ähnlich. Auch die Farbe der Knospen stimmt nicht mit der des *gigas*-Typus überein, weil sie

durch eine stärkere Rotfärbung als bei diesem ausgezeichnet sind, die sogar etwas stärker als bei *Lamarckiana* ist. Auch ist sie keine Ganzfärbung, sondern tritt in Streifen oder Flecken auf, nähert sich also in dieser Hinsicht dem *rubrinervis*-Typus (vgl. unten). Die Form der Knospen weicht auch von der des *gigas*- und



Fig. 5. Noch nicht blühende Individuen von dem *stricta*-Typus (rechts) und dem *lata*-Typus (links).
Vgl. die grosse Differenz in der Höhe und der Dicke des Stengels und die Übereinstimmung in bezug auf die starke Buckeligkeit der Blätter.

excelsa-Typus ab. Die letztgenannten haben nämlich fast runde Knospen, während die des *stricta*-Typus viereckig wie bei *Lamarckiana* sind.

Der Typus ist hochwüchsig wie *Lamarckiana*. Er hat dieselbe späte Entwicklung wie *gigas*, *gigantea* und *excelsa*, blüht also bedeutend später als *Lamarckiana* und wird sogar oft zweijährig.

Dem *stricta*-Typus schliesst sich die in Fig. 6 abgebildete Pflanze ⁴⁷/₂₀₄—13 an. Sie unterschied sich aber von diesem, wie ein Vergleich der Fig. 6 und 5 (rechts) zeigt — die Pflanzen der beiden Typen in demselben Entwicklungsstadium demonstrieren — sehr beträchtlich in bezug auf die sehr kurzen Internodien und folglich den sehr gedrungenen Wuchs, der dem Typus das »konzentrierte« Habitusbild der *gigas* gab, während *stricta* kaum mehr »konzentriert« als *Lamarckiana* ist.



Fig. 6. Riesentypus ⁴⁷/₂₀₄—13, der eine Zwischenform zwischen *stricta* (Fig. 4) und *gigas* (Fig 8, in der Mitte) bildet.

Der Stengel war sehr stark wie bei *gigas*, aber gefurcht wie bei *stricta*. Die Blätter ähnelten den *stricta*-Blättern, waren aber grösser und breiter, stärker zugespitzt, dunkelgrün-blaugrün, also nicht mit einem Stich ins gelbliche wie bei *stricta*. Die Knospen waren dick und kurz, abgerundet und blass wie bei *gigas*. Griffel und Narben sehr dick, die letzteren oft überzählig und ungleich lang, etwas deformiert wie bei *lata*. — Die Blüte dieses eigentümlichen Typus, der *gigas*- und *stricta*-Eigenschaften kombiniert, trat so spät ein, dass reifer Samen nicht erhalten werden konnte.

Es erübrigt noch einige aus *Lamarckiana* abgespaltete Riesenformen zu erwähnen, die Abstufungen zwischen den oben angeführten Typen und *Lamarckiana* bilden.

In einer Deszendenz 1914 trat ein Individuum, ²²/₁₂₄, auf, das eine Abstufungsform zwischen *Lamarckiana* und *gigantea* bildete. Obgleich die Pflanze weissnervig war, also nicht den auf die Riesen Eigenschaften hemmend wirkenden Faktor R besass, waren

diese weniger ausgeprägt als bei *gigantea*. Die Blätter waren kaum grösser als bei *Lamarckiana* und sie hatten ungefähr das Aussehen der rotnervigen Individuen dieser Art. Der Stengel war kaum stärker und die Internodien nicht kürzer als bei den Schwesterindividuen der Deszendenz, die von normalem *Lamarckiana*-Aussehen waren. Die Knospen waren stärker pigmentiert als bei den weissnervigen Schwesterpflanzen, sogar stärker als bei den rotnervigen, und fast von demselben Pigmentierungsgrad wie beim *gigantea*-Typus. Sie waren deutlich grösser

und dicker als die *Lamarckiana*-Knospen, nicht aber so gross als die der *gigantea*. Die Blüten waren etwas grösser als die der *Lamarckiana*-Pflanzen derselben Deszendenz. Der Griffel und die Narben waren von ausgeprägtem Riesenaussehen, wenn auch nicht ganz so dick wie bei *gigantea*. Die Pflanze blühte sehr spät, und reifer Samen wurde nicht erhalten. Einige geselbstete Blüten schienen jedoch recht guten Samenansatz zu ergeben, jedenfalls besser als bei *excelsa*, nicht aber so gut als bei *gigantea* und *gigas*. In bezug auf die späte Blütezeit, die Knospen, den Griffel und die Narben hatte sie also Rieseneigenschaften, obgleich schwächer ausgebildet als bei dem *gigantea*-Typus, sonst war sie *O. Lamarckiana* ähnlich, mit Ausnahme jedoch der Knospenpigmentierung, die etwas stärker als bei dieser war.

In einer anderen Deszendenz 1914 wurde eine Riesenform abgespaltet (³²/₂₅), die von der letzt erwähnten durch etwas stärker ausgeprägte Rieseneigenschaften abwich, die sich auf alle Organe (die bei dem *gigas*-Typus verändert werden) bezogen. Die Pflanze ähnelte sehr *gigantea*, auch in der Hinsicht, dass sie starke Verästelung sowohl bei den Rosettenblättern als bei den Stengelblättern hatte. Sie war aber weissnervig, blühte ebenso früh als die *Lamarckiana*-Pflanzen der Deszendenz und war, obgleich pollenreich, fast ganz selbststeril. Die Knospen waren ebenso stark pigmentiert wie bei *gigantea*.

In einer dritten Deszendenz erhielt ich eine Pflanze, ¹⁷/₂₈—14, die an die beiden letzterwähnten, dem *gigantea*-Typus nahekommenden Riesen bezüglich einiger Eigenschaften, nicht aber aller erinnerte. Die Blätter waren sehr gross und kräftig, aber sehr lang und langgestielt, fast glatt. Die Knospen waren ganz von der Form und Grösse der *Lamarckiana*, viereckig, fast noch mehr zugespitzt und mit längeren freien Spitzen der Kelchblätter als bei dieser. Von den dicken, rundlichen, grossen *gigas*-Knospen war gar nichts zu sehen; die Variabilität verlief eher in der entgegengesetzten Richtung. Die Blüten waren etwas kleiner als die der Schwesterindividuen der Pflanze, obgleich sie später blühte als jene, also ihre ersten Blüten, die plusmodifiziert sind, sich gleichzeitig mit den späteren, minusmodifizierten Blüten der Schwesterpflanzen zeigten. Der Griffel und die Narben waren indessen deutlich riesenartig. Die Pflanze blühte so spät, dass eine Samenentwicklung gar nicht stattfand, weshalb ihre Fertilitätsverhältnisse nicht ermittelt werden konnten.

Diese Kombinante hatte also Blätter, die *gigantea*-ähnlich waren, aber sehr lang, Griffel und Narben von Riesenform, aber keine Rieseneigenschaften in bezug auf die Knospen oder die Blütengrösse.

Von *excelsa* habe ich zusammengekommen 18 Individuen aus *Lamarckiana* erhalten. Von diesen sind 17 hochwüchsiger als *Lamarckiana* gewesen, ein einziges

Individuum ($^{20}/_{41}$), das übrigens vollständig den *excelsa*-Typus repräsentierte, war aber niedriger als ihre *Lamarckiana*-Schwestern, und die Differenz der Höhe war ungefähr dieselbe wie zwischen der *Lamarckiana* und dem DE VRIESschen *gigas*-Typus.

Unter den übrigen 17 *excelsa*-Pflanzen wich eine ($^{30}/_{65}$ —14) durch fast glatte Blätter und ziemlich stark rote Knospen von den übrigen ab, war aber in anderen Eigenschaften ein ausgeprägter *excelsa*-Typus.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, dass wir Riesen von mehreren Abstufungen und oft von nur partieller Ausbildung der Rieseneneigenschaften des *gigas*-Typus von DE VRIES' haben.

Totale Riesenabstufungen zwischen der *Lamarckiana* und dem *gigas*-Typus bilden $^{32}/_{25}$ —14, der *excelsa*- und der *gigantea*-Typus. Partielle Riesentypen oder partielle Abstufungen des Riesentypus bilden $^{22}/_{124}$, $^{17}/_{28}$, $^{20}/_{41}$, $^{30}/_{65}$, der *stricta*-Typus und $^{47}/_{204}$.

Die Typen, die durch pigmentierte Knospen ausgezeichnet sind, haben gewöhnlich auch glatte und lange Blätter, jedoch nicht immer. So hat z. B. der *stricta*-Typus ziemlich stark pigmentierte Knospen, aber extrem kurze und buckelige Blätter, während die Knospen der $^{17}/_{28}$ —14, die extrem lange Blätter hatte, wenig gefärbt waren.

Es darf in diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben, dass die Typen der *lata*-Gruppe auch als partielle Riesen betrachtet werden müssen. Die Übereinstimmung dieser beiden Typengruppen ist eine sehr grosse, wie ich schon in »*Oenothera* 1912« (S. 149) hervorgehoben habe. Der *lata*-Typus hat z. B. niedrigen Wuchs, grosse, breite, sehr stark buckelige Blätter, schwache Verästelung, kurze Hauptinfloreszenz, blasse, dicke, runde und kurze Knospen, dicken Griffel, sehr grosse Narben und kurze Früchte, lauter Eigenschaften, die typische Riesenmerkmale sind. Fast die einzige Eigenschaft des *lata*-Typus, die nicht von Riesenatur ist, ist der dünne, schlaffe Stengel, der ja gerade das entgegengesetzte Extrem der Variation des *gigas*-Stengels darstellt. *Lata* ist also als ein partieller Riesen-Typus zu betrachten.

Die ♂-Sterilität bildet keine für den *lata*-Typus charakteristische Eigenschaft, denn die rotnervigen *lata*-Pflanzen haben Pollen, und man hat ja auch in der *semilata* eine ♂-fertile Form dieses Typus. Andererseits sind der *excelsa*-Typus und der Riesentypus $^{32}/_{25}$ fast ganz selbststeril, und DE VRIES hat auch ein Individuum des *gigas*-Typus gefunden, das ganz selbststeril war (129, S. 299.)

Rubrinervis-Gruppe.

Die Rotnervigkeit bildet nicht die charakteristische Eigenschaft dieser Gruppe, was ja schon daraus zu ersehen ist, dass Pflanzen mit *Lamarckiana*-Aussehen rotnervig sein können. Es ist vielmehr die Rotfärbung der Knospen, die al-

len Pflanzen gemeinsam ist, die sich dem *rubrinervis*-Typus von DE VRIES anschliessen.

In meinen Kulturen habe ich vier verschiedene Phänotypen erhalten, die zu dieser Gruppe gehören. Keiner dieser Typen scheint aber mit *rubrinervis* von DE VRIES identifiziert werden zu können und ebensowenig mit der von SCHOUTEN beschriebenen *O. blanda*.

Es ist hier auch nochmals darauf hinzuweisen, dass einige der Riesenkombinanten (*gigantea*, $22/124$, $32/25$, *stricta*) stärker gefärbte Knospen als *Lamarckiana* hatten. GATES, der meinen *gigantea*-Typus in seinen Kulturen gehabt hat, meint, dass er die Knospengigmentierung von *rubrinervis* hat. Richtiger ist wohl zu sagen, dass der Typus sich bezüglich der Pigmentierung der *rubrinervis*-Gruppe nähert oder eine Abstufung zwischen *Lamarckiana* und dem unten zu erwähnenden *rubrisepala*-Typus bildet. Die rote Farbe ist nicht so intensiv, aber von derselben Ganzfärbung wie bei dem letzt erwähnten Typus.

In einer Deszendenz aus dem *gigantea*-Typus (30—12) habe ich nebst 12 Pflanzen mit *rubrinervis*-ähnlichen Knospen ein einziges Individuum erhalten, das ganz pigmentfreie, gelblich grüne Knospen hatte, die *gigas* oder dem unten beschriebenen *pallida*-Typus ganz ähnlich, also pigmentärmer als die der *O. Lamarckiana* waren. Die Nachkommenschaft dieser Pflanze, die 59 Individuen enthielt, war in bezug auf die Knospenfarbe konstant. P_1 der betreffenden Deszendenz enthielt 66 Pflanzen, und P_2 8 Pflanzen, die alle stark rotgefärbte Knospen hatten. Dieser Fall ist interessant, weil eine Form mit dieser Knospenfarbe niemals aus *Lamarckiana* in meinen Kulturen abgespaltet worden ist, wohl aber kann ich einen Typus mit derartigen depigmentierten Knospen zu jeder beliebigen Zeit hervorstellen durch eine Kreuzung zwischen dem unten erwähnten *rubrisepala*-Typus und *Lamarckiana*. — Die Knospengigmentierung scheint die speziellen Riesenmerkmale nicht zu beeinflussen, jedenfalls nicht in dem Grade wie der Faktor R, denn die erwähnte depigmentierte Deszendenz hatte das Aussehen des Typus der *gigantea*, nicht der *gigas*.

Die Schwankungen in der Intensität der Knospenfarbe bei der *gigantea* sind ziemlich gross. Extremvarianten nach der Plusseite treten auf, die sehr intensiv braunrote Knospen mit einem violetten Hauch haben. Bei diesen sind auch die Blätter schmaler, mehr graugrün und glatter und die Stengel stärker rotgefärbt als bei den Durchschnittspflanzen. Die Nachkommen einer dergleichen Pflanze haben aber grösstenteils das Aussehen des Durchschnittstypus der *gigantea*. Ob sie »nicht erbliche« Phänovarianten sind oder komplizierten genotypischen Verhältnissen ihr Entstehen verdanken ist mir noch nicht klar, da ich nur zwei kleine Deszendenzen dergleichen Pflanzen aufgezogen habe. Die letzte Alternative scheint mir wahrscheinlich, weil eine solche Variabilität, die in der erwähnten Weise die ganze Pflanze umgestaltet, bei den übrigen Typen der *rubrinervis*-Gruppe nicht zu beobachten ist.

Curta-Typus.

Dieser Typus kommt von den in meinen Kulturen abgespalteten Formen mit stark pigmentierten Knospen der DE VRIESSchen *rubrinervis* am nächsten. Die Knospen sind auffallend stärker gefärbt als die der *Lamarckiana*, nicht über die ganze Fläche, sondern rotgefleckt oder mit acht breiten Längsbändern von rotem Pigment auf gelben Grund. Sie stimmen vollkommen mit den gefärbten Abbildungen der *rubrinervis*-Knospen, die in GATES' Abhandlung 58, Taf. 6 zu sehen sind, überein. Aber fast nur bezüglich der Knospenfarbe ist der Typus von *rubrinervis*-Charakter. Die schmalen Blätter, den zigzagförmigen Stengel und die Sprödigkeit der Zweige, Eigenschaften, die auch den *rubrinervis*-Typus auszeichnen, hat der *curta*-Typus nicht. Statt dessen treten gewisse Riesencharaktere sehr deutlich zur Schau.



Fig. 7. Rosette des *curta*-Typus.

Die Rosette erinnert etwas an die des *stricta*-Typus. Die Blätter sind aber auffallend kurz und kurzgestielt, und die Spreite ist längs des Mittelnervs stark runzelig, sonst aber fast glatt. Zufolge der kurzen Blattstiele ist die Rosette sehr dichtblättrig (Fig. 7). Die Blattfarbe geht etwas in Graugrün über. Die Pflanze ist von niedrigerem Wuchs als *Lamarckiana*, ungefähr so hoch wie *gigas*, wie aus Fig. 8 hervorgeht, wo diese drei Typen nebeneinander photographiert sind. Man sieht hier auch, dass die Internodien sehr kurz sind, weshalb die Blätter sehr dicht sitzen.

Das Habitusbild wird deshalb sehr gedrungen, ungefähr wie bei *gigas*. Der Stengel ist sehr dick, wie bei *stricta* gefurcht, und die Nebenzweigel kräftig ausgebildet, während sie bei *rubrinervis* fast fehlen. Die Knospen sind grösser und länger als bei *Lamarckiana*, stark zugespitzt, vierkantig, also von *gigas*-Grösse aber nicht von *gigas*-Form. Griffel sehr lang, so dass die Narben, die kürzer als bei *Lamarckiana* sind, die Staubblätter hoch überragen. Die Früchte sind kurz und dick fast wie bei *gigas*, während *rubrinervis* lange Früchte wie die der *Lamarckiana* hat. Der Pollen ist sehr reichlich und gut ausgebildet, und der Samenansatz ist sehr reichlich. Der Typus blüht später als *Lamarckiana*, aber nicht so spät als *gigas*. — Der Typus kombiniert also Riesenmerkmale (gedrungenen Wuchs, dicken Stengel, grosse Knospen, kurze Früchte, späte Entwicklung) mit Eigenschaften von *Lamarckiana* (Knospenform, kräftige Nebenzweige, zähe Zweige), *rubrinervis* (Knospenpigmentierung, Farbe der Blätter) und *stricta* (gewisse Blattcharaktere, gefurchter Stengel).

Rubrisepala-Typus.

Die Knospen dieses Typus sind sehr intensiv und über die ganze Fläche stark purpurrot gefärbt, so dass nur acht sehr schmale, oft undeutliche Streifen längs der Mittelnerven und der Zusammenfügungsstellen der Kelchblätter die grüne Grundfarbe der Knospen zeigen. Durch die Ganzfärbung der Knospen stimmt er mit dem *rubricalyx*-Typus von GATES überein, aber der letztere Typus ist noch intensiver pigmentiert. Die Färbung breitet sich bei *rubricalyx* auch über das Hypanthium



Fig. 8. *O. Lamarckiana* (links), *gigas* (in der Mitte) und *curta* (rechts). Der niedrigere Wuchs und das »konzentrierte« Habitusbild der beiden letzteren Typen gegenüber *Lamarckiana* sowohl als die grössere Blattbreite des *gigas*-Typus gegenüber *curta* und *Lamarckiana* geht aus der Abbildung hervor.

aus, während *rubrisepala* gelbgrünes Hypanthium hat, das nur schwach rotgestreift ist. Auch in bezug auf die schmalen, ziemlich langen, grau- oder gelblichgrünen Blätter ähnelt *rubrisepala* dem *rubrinervis*-Typus. Er weicht indessen von diesem durch zahlreiche und kräftige Nebenstengel, geraden Stengel, zähe Zweige und fast ganz glatte Blätter ab. Die Brakteen sind aber ziemlich stark buckelig. Von allen meinen Kombinanten blüht diese am frühesten und auch spät in der Saison ausgesetzte Pflanzen entwickeln sich schon im ersten Jahre zur Blüte. Die Blüten sind deutlich stärker gelb als bei *Lamarckiana*. Die Unterschiede zwischen der *rubri-*

sepala und *Lamarckiana* werden sehr gut von Fig. 9 demonstriert. Die erstere ist etwas niedriger, hat kleinere und glattere Blätter und etwas kleinere und kürzere Knospen als die letztere.

Der *rubrinervis*-Gruppe schliessen sich folgende zwei Typen an, die ganzgefärbte, blassrote Knospen haben, die jedoch deutlich stärker pigmentiert sind als bei *O. Lamarckiana*.



Fig. 9. *O. Lamarckiana* (links) und der *rubrisepala*-Typus (rechts). Der etwas niedrigere Wuchs und die schmälere, glattere Blätter des *rubrisepala*-Typus sind aus der Figur ersichtlich.

Longepetiolata-Typus.

Zeichnet sich durch sehr langgestielte sowohl Rosetten als Stengelblätter aus. Die Spreite ist kurz und breit, stark buckelig, graugrün. Die grösste Breite der Spreite der Stengelblätter liegt an der Mitte, von der sie ziemlich scharf sich beiderseits verengt. Diese Blattform ist für den Typus sehr charakteristisch und gibt ihm ein sehr ausgeprägtes Aussehen. Die Blüten sind deutlich kleiner als bei der *Lamarckiana*. Leider konnte ich aus dem oben erwähnten Grund (S. 52) keine Aufnahme dieses eigentümlichen Typus machen.

Bienniflora-Typus.

Niedriger Typus, der fast kaum mehr als die halbe Höhe der *Lamarckiana* erreicht. Erinnt an *rubrisepala* durch glatte, graugrüne Blätter, die jedoch bedeutend kleiner als bei dieser sind. Obgleich die Pflanze klein ist, ist sie jedoch nicht schwach, sondern sowohl der Stengel als die zahlreichen Seitenzweige sind sehr dick und fest. Die Blüten sind sehr klein, nicht viel grösser als bei *O. biennis*, und die Staubblätter erreichen die Basis der Narben. In dem letzt



Fig. 10. Der *pallida*-Typus.

erwähnten Charakter geht sie also vollkommen ausserhalb der arttrennenden Variabilitätsgrenze der *O. Lamarckiana* und stimmt mit *O. biennis* überein. Den Typus habe ich zweimal erhalten, aber ihre Nachkommenschaft steht noch aus. Von einer Kreuzung mit *O. biennis* kann gar nicht die Rede sein. Da ich die Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *O. biennis* in mehreren Nachkommenschaften in meinen Kulturen gehabt habe, läge die Vermutung nahe, dass die betreffenden Pflanzen zufällige Einmischungen von den Samenkasten mit diesen Nachkommenschaften wären. Das

ist aber aus dem Grunde ganz ausgeschlossen, dass ich nie diesen Typus in den Nachkommenschaften der erwähnten Kreuzung gesehen habe. Hier liegt also ein Fall vor, wo typische *biennis*-Eigenschaften aus *O. Lamarckiana* abgespaltet werden (kleine Blüten und Narben zwischen den Antheren liegend).

Die unten zu erwähnenden Typen lassen sich nicht in die obigen *lata*-, *gigas*- und *rubrinervis*-Gruppen phänotypisch fügen. Dass indessen ein Typus, der

gerade das entgegengesetzte Extrem der charakteristischen Eigenschaft einer Typengruppe repräsentiert, jedoch mit dieser Gruppe genotypisch nahe verwandt sein kann, zeigt der

Pallida-Typus.

Diesen Typus habe ich nie aus *Lamarckiana* erhalten. Man kann ihn aber, wenn man will, herstellen, falls man den *rubrisepala*-Typus mit *Lamarckiana* kreuzt. In der F_1 erhält man ihn in einem beträchtlichen Prozentsatz. Er ist vor allem durch seine sehr blasse, gelbe Knospen ausgezeichnet, die fast ganz ohne Pigment, also bedeutend blasser als die *Lamarckiana*-Knospen sind. In dieser Hinsicht stimmt er am meisten mit den *lata*- und *gigas*-Typen überein. Auch die Form der Knospen nähert sich der *gigas*- und *lata*-Form, indem sie rundlich, nicht viereckig sind. Bezüglich der Grösse sind sie aber typische *Lamarckiana*-Knospen. — Die Rosettenblätter sind etwas länger und grösser als bei *Lamarckiana*, die Stengelblätter aber kaum grösser, von charakteristischer Form, indem die Oberseite konvex ist. Sie hängen stark herab, bedecken und verbergen oft den Stengel. Die Nebenstengel und Seitenzweige sind sehr zahlreich, lang



Fig. 11. Der *dependens*-Typus.

und schlank und steigen in grossem Winkel schräg aufwärts, was der Pflanze ein breites, üppiges Habitusbild verleiht (Fig. 10). Die Blüten sind von der Grösse der *Lamarckiana*-Blüten, aber stärker gelb. Der Typus stimmt also nur in bezug auf die reiche Verzweigung und die stärker gelben Blüten mit der *rubrisepala* überein, obgleich er offenbar mit dieser genotypisch nahe verwandt sein muss.

Dependens-Typus.

Repräsentiert die meist abgespaltete Kombinante meiner Kulturen. Der Typus ist durch sehr starke Verzweigung und schmale, schlanke Zweige ausgezeichnet, gleicht also in dieser Eigenschaft dem *pallida*-Typus. Die Zweige steigen aber nach einer bogenförmigen Biegung fast vertikal aufrecht, weshalb der Typus ein schmales Habitusbild erhält (Fig. 11, vgl. Fig. 10). Die Blätter des Hauptstengels sind sehr charakteristisch geformt, dachförmig. Die beiden Hälften der Spreite liegen nämlich nicht in einer Ebene, sondern stossen längs des Mittelnervs in einem stumpfen Winkel zusammen. Sie hängen stark herab und bedecken oft fast ganz den Stengel (vgl. Textfig. 10 in »*Oenothera* 1912«). Sie sind kleiner als die *Lamarckiana*-Blätter, dunkelgrün, glänzend, fast glatt. Die Brakteen sind sehr kurz, breit und buckelig, weichen also von dem Aussehen der Stengelblätter sehr stark ab. Die Knospen sind von *Lamarckiana*-Form, aber etwas kleiner und nicht so stark vierkantig, rein rotgefärbt, nicht braunrot wie die der *Lamarckiana*. Die Blüten sind kleiner als die *Lamarckiana*-Blüten, etwas stärker gelb, stark glockenförmig, also nicht ausgebreitet, tellerförmig wie bei dieser. Die Kronenblätter sind schmaler als bei *O. Lamarckiana*, längs des Mittelnervs mit einer Erhöhung, in der Kante oft geschlitzt. Die Früchte sind kurz und dick, fast von *lata*-Form, aber kleiner, aufrecht stehend, fast dem Stengel angedrückt.

Die als Komb. 5 in »*Oenothera* 1912« beschriebene Pflanze gehört gewiss diesem Typus an. Weil aber die Hauptinfloreszenz beschädigt worden war, waren die Blüten nicht ganz normal ausgebildet, und auch die Verzweigung wich ab. Die Beschreibung der Pflanze weicht deshalb in einigen Punkten von der hier gegebenen ab, besonders darin, dass die Blüten kurzen Griffel haben sollten, so dass die Antheren um die Narben standen. Die vermuteten *biennis*-Eigenschaften des Typus sind also gewiss auf den Nahrungsmangel der vielen, als Ersatz für die beschädigte Hauptinfloreszenz ausgebildeten Nebeninfloreszenzen zurückzuführen. Dass aber der Typus jedoch eine Kombination der Eigenschaften verschiedener Typen ist, wie ich in »*Oenothera* 1912« hervorhob, ist richtig. Er hat die Verästelung der *rubri-sepala*, dunkelgrüne Blätter wie *scintillans*, Blattform und Blattrichtung der *pallida* und Früchte der *lata*.

Eigentümlich ist, dass dieser Typus, der der in meinen Kulturen gewöhnlichst auftretende ist, mit keinem der DE VRIESSchen Typen identifiziert werden kann. Ich glaubte anfangs, dass er ein *oblonga*-Typus war, denn *oblonga* ist die gewöhnlichste Kombinante der DE VRIESSchen Kulturen. Das ist aber nicht möglich, denn *oblonga* ist ein schwacher, niedriger, unverzweigter, pollenarmer, sehr kurz und kleinfrüchtiger Typus. Einen dergleichen Typus habe ich nie in meinen Kulturen gesehen, und da DE VRIES keinen gefunden hat, der mit *dependens* identifiziert werden kann, so muss die gewöhnlichst auftretende Kombinante in den Kulturen von DE VRIES und in den meinigen verschieden sein.

Crispa-Typus.

Dieser Typus ähnelt in der Mehrzahl der Eigenschaften der *Lamarckiana*. Die Blätter sind aber gelblich grün, stark buckelig mit wellenförmig gekräuselter, zurückgebogener Kante. Die Buckel der Oberseite, speziell der unteren Stengelblätter, wurden in Hochsommer rotgefleckt, so dass die Pflanzen schon in einer Entfernung prächtig rot erschienen. — Von diesem Typus habe ich eine Pflanze erhalten, die deutlich schmalblättriger als die Durchschnittspflanzen war. Ihre Nachkommenschaft habe ich noch nicht aufgezo-

Flavescens-Typus.

Habituell ganz *Lamarckiana*-ähnlich, aber die Blätter sind partiell diffus gelb fleckig, speziell an der Spitze. Der Typus ist in »*Oenothera* 1912» (S. 108—110) näher erwähnt.



Fig. 12. Rosette von *albida*.

Albida-Typus.

Ein schwacher Typus mit weissgrünen, schmalen Blättern, die konkave Oberfläche haben, also löffelförmig sind (Fig. 12). Die Rosette hat ausgeprägte Tendenz zu Zweijährigkeit, was wohl aber in Zusammenhang mit der geringen Assimilationsfähigkeit der Blätter steht. Die Blätter sind sehr chlorophyllarm, was schon aus ihrer weisslichen Farbe hervorgeht. In einigen Fällen hat der Typus Stengel getrieben, ist aber niemals vor Beginn des Winters so weit gediehen, dass er zu blühen angefangen hat. Die Rosetten sterben während des Winters regelmässig ab. Ist wohl derselbe Typus, der DE VRIES *albida* genannt hat.

Obscura-Typus.

Dieser Typus stimmt mit DE VRIES' *scintillans*-Typus in der Mehrzahl der Eigenschaften überein. Die Blätter sind dunkelgrün mit breitem Mittelnerv, glänzend, glatt. Der Blattrand ist etwas zurückgebogen. Sehr charakteristisch ist die lange Hauptinfloreszenz, die fast doppelt so lang als der Stengel ist. Der noch nicht aufgeblühte Teil der Infloreszenz überragt beträchtlich

die neu ausgeschlagenen Blüten (Fig. 13). Die Kandelaberzweige sind wie die Hauptinfloreszenz sehr lang. Der Typus ist etwas niedriger als *Lamarckiana*, aber höher als *gigas* und *curta*. Der Stengel ist stärker behaart als bei *Lamarckiana* und dicht mit roten Punkten besetzt. Die Knospen sind blasser als die der *Lamarckiana*, die Blüten kleiner. Die Früchte sind stark behaart, lang aber ziemlich schmal, samenreich, während DE VRIES für *scintillans* angibt, dass die Früchte kurz und dick, nur halb so lang wie die der *Lamarckiana* sind. Es scheint also kleinere Differenzen zwischen dem betreffenden Typus und dem *scintillans*-Typus zu geben. Auch die Erblchkeitsverhältnisse sind verschieden, wie ich weiter unten auseinandersetzen werde.

Fig. 13. Der *obscura*-Typus.Fig. 14. *Elliptica*-Typus, sehr schmalblättrig.

Von dem *obscura*-Typus habe ich auch eine Zwergpflanze erhalten.

***Elliptica* Typus.**

Schmalblättrige Typen habe ich mehrere erhalten, die viele Gradationen der Blattbreite zwischen *Lamarckiana* und dem in Fig. 14 abgebildeten, sehr schmalblättrigen Typus gebildet haben.

Ausser den hier erwähnten Typen habe ich noch einige Rosetten erhalten, die sowohl von diesen als von der *Lamarckiana* verschieden gewesen sind. Da ich sie aber nicht zur Stengelbildung oder Blüte gebracht habe, ist es nicht möglich zu entscheiden, ob sie erblich differente Typen gewesen sind.

3. Vergleich der Phänotypen-Kombinanten der DE VRIESSchen und der meinigen Kulturen.

Wie aus der obigen Übersicht hervorgeht sind die in meinen Kulturen aus *O. Lamarckiana* abgespalteten Phänotypen grösstenteils ganz andere als die in den Kulturen von DE VRIES vorkommenden. Von den DE VRIESSchen Typen habe ich nur *lata*, *nanella*, *albida*, und vielleicht *scintillans* und *elliptica* erhalten, während seine gewöhnlichste Kombinant, *oblonga*, nie in meinen Kulturen aufgetreten ist und ebensowenig *rubrinervis*, *gigas* oder *leptocarpa*. Aber neue Kombinant, die partiell oder graduell *gigas*-oder *rubrinervis*-Eigenschaften gezeigt haben, sind in meinen Kulturen abgespaltet worden. So *gigantea*, *excelsa*, *stricta* und noch 6 Typen, die infolge Rieseigenschaften mit *gigas* zu einer *gigas*-Gruppe zusammengestellt werden können, und *curta*, *rubrisepala*, *longepetiolata* und *bienniflora*, die mit *rubrinervis* in einer Gruppe mit stärker pigmentierten Knospen als die der *O. Lamarckiana* zusammen zu stellen sind. Zu einer Gruppe mit *lata* und *semilata* sind *undulata* und *cavifolia* zu vereinigen, und *scintillans* kommt *obscura* sehr nahe. Typen, die sich nicht in die erwähnten Gruppen einordnen lassen, sind *pallida*, *dependens*, *crispa* und *flavescens*. Zusammengefasst habe ich 19 neue Kombinant, aus *O. Lamarckiana* und eine aus Kreuzung (*pallida*) erhalten.

Die Ursache dieser abweichenden Resultate der DE VRIESSchen und der meinigen Versuche ist wohl ganz klar. Sie kann keine andere sein, als dass mein Ausgangsmaterial **genotypisch** ein anderes gewesen ist als das von DE VRIES, obgleich meine *Lamarckiana*-Rasse als **Durchschnittstypus** von der DE VRIESSchen gar nicht zu unterscheiden ist. Denselben Schluss, den ich aus meinen Studien mehrerer Eigenschaften der *Lamarckiana* ziehen musste («*Oenothera* 1912»), nämlich dass sie keine genotypisch einheitliche Elementarart sei, weil erbliche Differenzen innerhalb der Art konstatiert werden konnten, muss man auch aus ihren jetzt ermittelten Spaltungsvorgängen ziehen. Es ist nämlich gar nicht so, dass jede *Lamarckiana*-Pflanze bei genügend grosser Samenvermehrung gerade die von DE VRIES beschriebenen Phänotypen und alle diese in einem bestimmten Prozentsatz ergeben muss. Denn gerade der gewöhnlichste Phänotypus in den DE VRIESSchen Kulturen (*oblonga*) fehlt vollkommen in den meinigen, und meine gewöhnlichste Phänotypen (*dependens*, *stricta*, *rubrisepala*) fehlen in den Kulturen von DE VRIES entweder völlig, oder sie sind andere Eigenschaftskombinationen als die meinigen. Da eine erbliche morphologische Differenz zweier Typen nicht ein Ausdruck für

genotypische Gleichheit sein kann, und da die *Lamarckiana*-Rasse von DE VRIES und die meinige ganz oder partiell verschiedene, erbliche Phänotypen abspalten, so kann *Oenothera Lamarckiana* absolut keine Elementarart sein.

Es liegt ja dann nahe zu erwarten, dass die Rassen weiter genotypisch zerlegt werden können, so dass ich innerhalb meiner Rasse Deszendenzreihen aus verschiedenen Pflanzen erhalten könnte, die verschiedene Kombinanten abspalten. Was meine während dreier Jahre fortgesetzten Züchtungsversuche in dieser Hinsicht lehren, werden wir deshalb ermitteln.

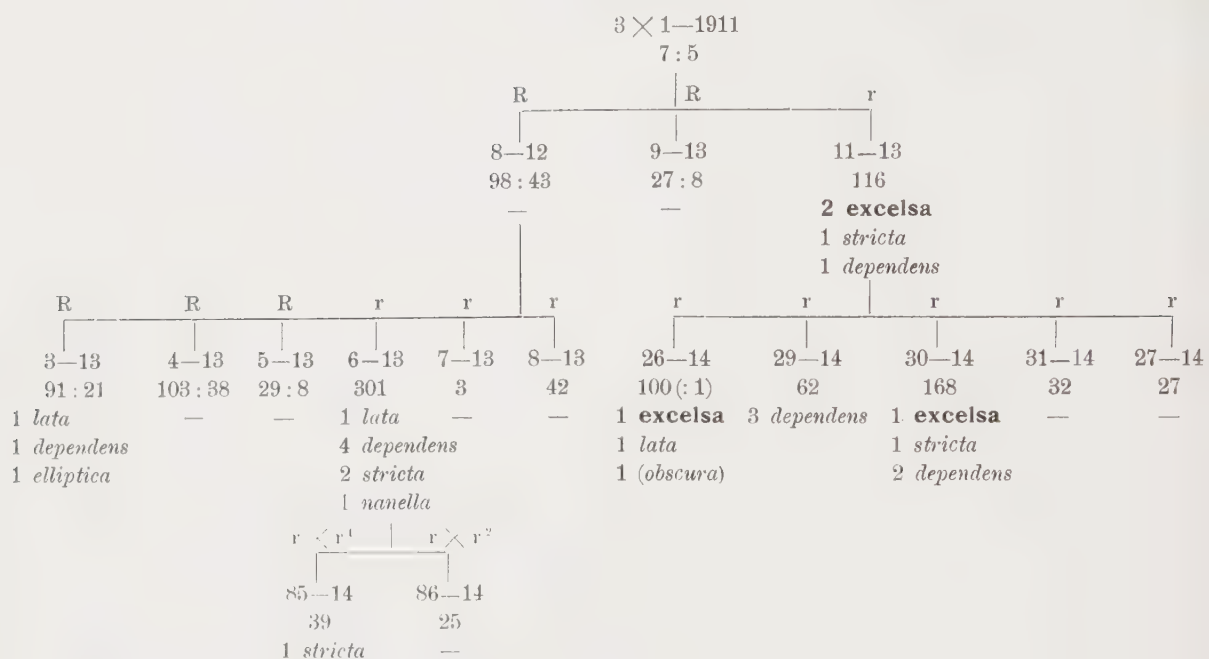
4. Die Abspaltung der Kombinanten (»die Mutation«) innerhalb der verschiedenen Deszendenzreihen der *O. Lamarckiana*.

Seit 1911 habe ich hauptsächlich drei der in diesem Jahre aufgezogenen Deszendenzen verfolgt, nämlich 5—1911, von der ich D-Reihen dreier Generationen habe, und die Kreuzungen 3×1 und 1×2 , die bis jetzt nur bis zu D_2 analysiert sind (von 3×1 habe ich jedoch zwei ziemlich kleine D_3 -Reihen aufgezogen). Die Ursache, dass ich gerade diese Deszendenzen auswählte, war, dass 5—1911 für Polymerie in bezug auf die Rotnervigkeit verdächtig war, 3×1 eine Kreuzung gelbfleckig (*flavescens*) $\times$ grün war, und 1×2 eine Kreuzung in bezug auf andere Chlorophylldifferenzen bildete (vgl. »*Oenothera* 1912« S. 106 u. f.).

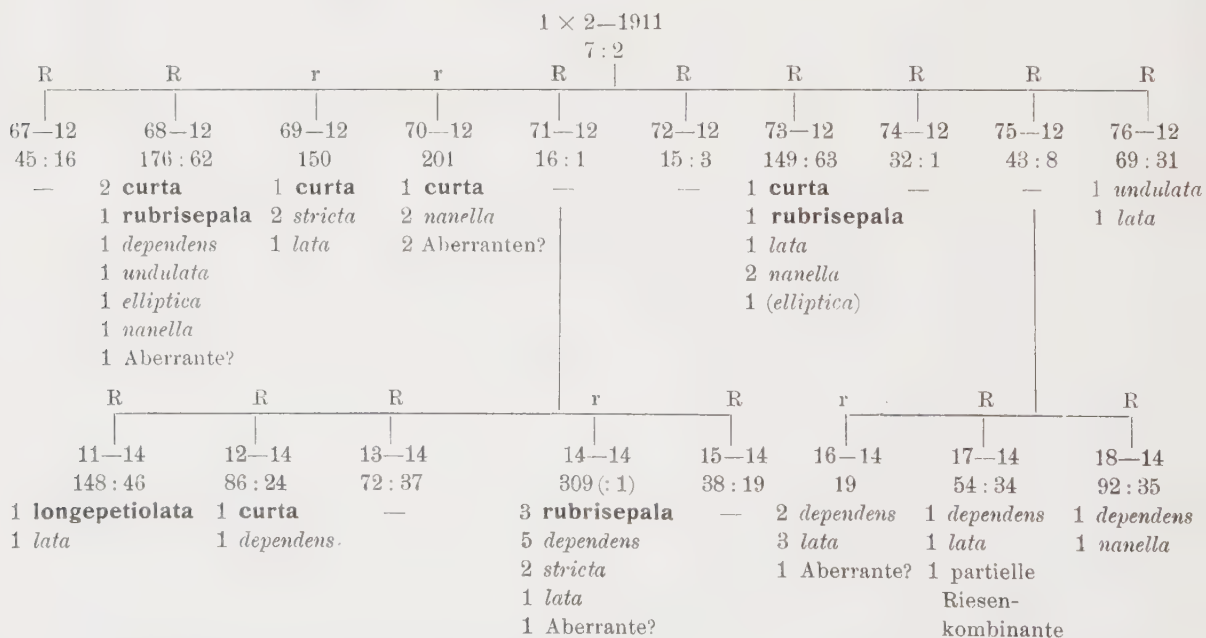
Mein Studium der Chlorophylldifferenzen wurde aber teils durch mein Übersiedeln nach Weibullsholm, wo mir die nötigen Arbeitsmittel für dergleiche Studien nicht zur Verfügung standen, teils durch mangelnde Zeit, weil meine Kulturen an Umfang wesentlich sich ausdehnten, unmöglich gemacht. Innerhalb aller Reihen habe ich also meine Aufmerksamkeit bis jetzt nur der Nervenfarbe und dem Abspalten der Kombinanten widmen können.

Die Kulturen stammen also wie erwähnt aus vier *Lamarckiana*-Pflanzen, nämlich die Pflanze 5—1910 und die Kreuzungen der Pflanzen 1, 2 und 3 1910. In den Stammbäumen I, II und III habe ich die 3 Hauptkulturen in der Stammbaumform wiedergegeben unter Angabe der Feldnummern, der Zahl der Pflanzen (bei den rotnervigigen Deszendenzen die Verhältniszahl Rotnervige: Weissnervigen, von der die erste Zahl immer die Rotnervigen angibt, die letztere die Weissnervigen) und die abgespalteten Phänotypen-Kombinant. Einige fragliche Typen sind eingeklammert, einige, die mit keinen der oben beschriebenen identifiziert werden konnten, aber scharf aberrant waren, sind nur durch »Aberrante?« bezeichnet. Die Individuen dieser beiden Gruppen sind nur im Rosettenstadium gesehen, was eine sichere Bestimmung ihrer Verwandtschaft erschwert hat. Die von einer wagrechten Linie senkrecht absteigenden Linien geben die Zahl der Pflanzen an, deren Nachkommenschaft aufgezogen worden ist. Die Natur der Mutterpflanzen ist durch R (rotnervig) oder r (weissnervig) angegeben.

STAMMBAUM I.



STAMMBAUM II.



¹ Die Vaterpflanze gehörte der Schwesterreihe 8—13 an.

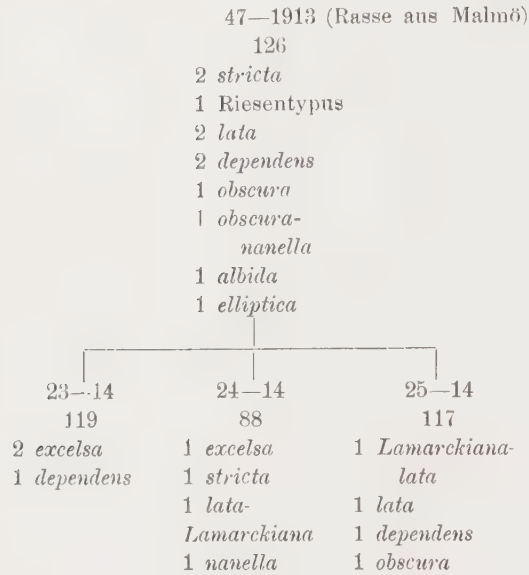
² Die Vaterpflanze gehörte der D₉-Reihe 34 des Stammbaums III.

STAMMBAUM III.

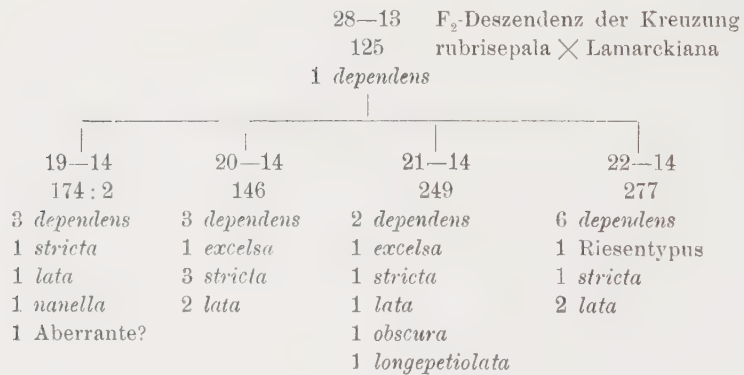
5-1911

[illegible]

STAMMBAUM IV.



STAMMBAUM V.



Es ist erstens zu entscheiden, ob die verschiedenen Hauptkulturen verschiedene Kombinantanten abspalten, ob man also die *Lamarckiana* aus Almaröd ebenso in verschiedenartig »mutierende» Stämme zerlegen kann, wie es schon für *O. Lamarckiana* aus Hilversum und *O. Lamarckiana* aus Almaröd gezeigt ist. Man kann es auch so ausdrücken. Ist es möglich, innerhalb der grösseren Kombinationssphäre von Faktoren, die *O. Lamarckiana* aus Almaröd bezeichnet, kleinere Kombinationssphären zu erhalten? Eine vergleichende Betrachtung der Stammbäume I und II zeigt, dass es sicher der Fall ist.

Betrachten wir die Kombinanten der beiden Kulturen, so finden wir, dass sie beide Kombinanten der *lata*-, *nanella*-, *dependens*- und *elliptica*-Typen abspalten. Die übrigen Kombinanten des Stammbaumes I gehören aber der Riesengruppe an, während es auffallend ist, dass die Kombinanten der *rubrinervis*-Gruppe hier sämtlich ganz fehlen. Ganz anders verhalten sich die Reihen des Stammbaumes II. Hier werden *rubrinervis*-Kombinant (*rubrisepala*, *curta*, *longepetiolata*) in fast allen Reihen mit grösserer Individuenzahl abgespaltet. Von den Riesentypen treten hier nur die partiellen auf, nämlich der *stricta*-Typus, der auch ziemlich stark pigmentierte Knospen hat, und die Kombinate $^{17}_{28}$, die glatte Blätter wie *rubrisepala* und *curta* hat. Der *excelsa*-Typus aber, der das entgegengesetzte Extrem der *rubrinervis*-Typen bezeichnet, fehlt in den Reihen des Stammbaumes II völlig, obgleich die Individuenzahl dieser Reihen ein Drittel grösser als in den Reihen des Stammbaumes I (2095 im ersteren, 1394 im letzteren) ist, wo *excelsa* in vier Individuen auftritt.

Es ist also ganz offenbar, dass 3×1—1911 ein ganz anderer Faktorenkomplex als 1×2—1911 bezeichnet, indem die erstere Kombinationssphäre totale Riesenkombinant realisieren kann, nicht aber *rubrinervis*-Kombinant, die letztere dagegen *rubrinervis*-Kombinant, nicht aber totale Riesenkombinant.

Betrachten wir nun die Kultur 5—1911 (Stammbaum III)! Die D₁-Reihen sind zu klein, um etwas sicheres über die Spaltungsvorgänge auszusagen. Zwei der D₂-Reihen, die die grösste Individuenzahl haben, zeigen Riesenvarianten, die anderen nicht. Übrigens treten in den D₂-Reihen fast alle Phänotypen auf. Von den D₂-Reihen sind nur die zwei, die Riesenvarianten abgespaltet haben, in D₃ verfolgt.

Diese Reihen (34—13 und 32—13) zeigten keine *rubrinervis*-Kombinant. Von beiden sind mehrere D₃-Reihen aufgezogen. In mehreren dieser Reihen treten aber nun *rubrinervis*-Kombinant auf. Da die D₃-Reihen kaum eine grössere Individuenzahl als die D₂-Reihen haben, beruht dieses Hervortreten von *rubrinervis*-Typen gewiss darauf, dass die fortgesetzte analytische Auflösung den genotypischen Komplex weiter zerlegt hat. Möglicherweise ist es so, dass die Rieseneigenschaften die morphologische Manifestation der *rubrinervis*-Eigenschaften verhindern.

Auch eine Kultur (Stammbaum IV), die aus einer weissnervigen Pflanze der oben (S. 10) erwähnten *Lamarckiana*-Rasse von Malmö ihren Ursprung nahm, spaltete Riesenkombinant ab, während die *rubrinervis*-Kombinant ganz und gar fehlten. Endlich zeigt eine Kultur, die im Stammbaum V zu sehen ist, und die aus einer weissnervigen *Lamarckiana*-Pflanze der Kreuzung *rubrisepala* × *Lamarckiana* abstammt, in den D₂-Reihen, die alle eine grosse Individuenzahl haben, eine ausgesprochene Riesen-Variabilität, während nur eine einzige *rubrinervis*-Kombinate, *longepetiolata* in Nr 21—14, auftritt, die nur ein partieller *rubrinervis*-Typus ist, weil sie stark buckelige Blätter und reinrote, nicht purpurrote Knospen hat.

Die erwähnten 5 Kulturen zeigen also, dass die Reihen der Stammbäume I, III, IV, V Riesen-Typen abspalten, während die Reihen des Stammbaumes II *rubrinervis*-Typen abspalten. Das Fehlen der *rubrinervis*-Typen in D₂-Reihen der Kultur III scheint darauf zu beruhen, dass die Rieseneigenschaften die *rubrinervis*-Eigenschaften unterdrücken, ob durch Epistasie oder dadurch, dass sie als Hemmungsfaktoren wirken, lässt sich bis jetzt nicht entscheiden. Ob auch die Reihen der Stammbäume I, IV und V in späteren Nachkommenschaften *rubrinervis*-Abspaltung zeigen werden, oder ob sie wirklich *rubrinervis*-Typen nicht realisieren können, ist nur durch fortgesetzte Versuche zu entscheiden. So viel geht ja indessen klar aus den referierten Versuchen hervor, dass **fortgesetzte Reinzüchtung innerhalb einer *Oenothera*-Population zu Reihen führt, die Kombinanten von bestimmten Phänotypen-Gruppen abspalten, unter Ausschluss anderer.** Da die Kulturen während mehrerer Generationen fortgesetzt sind und die Individuenzahl eine grosse gewesen ist, können die gefundenen Spaltungsdifferenzen nicht als zufällig betrachtet werden.

Von den übrigen Kombinanten ist es nicht möglich, in dem Stadium, wo jetzt die Experimente stehen, eine bestimmte Differenz in bezug auf ihr Auftreten zu konstatieren. *Lata* und *dependens* treten in fast allen Deszendenz auf. *Nanella* ist in meinen Kulturen ziemlich selten gewesen, ebenso *albida*. Von ihnen ebenso wie von den übrigen, selteneren Kombinanten ist es natürlich schwer zu sagen, ob ihr Fehlen in einer Kultur normal ist, oder ob die Individuenzahl zu gering gewesen ist, oder ob endlich trotz aller Vorsicht ungewollte Selektion in geringem Grade eingewirkt hat (weil die Typen schwach sind), was ja, da das Abspaltungsprozent klein ist, schon das Abspaltungsbild beträchtlich stören kann.

5. Das Abspaltungsprozent der Kombinant.

Eine wichtige Frage betreffs der Kombinant ist natürlich die, in welchem Prozentsatz sie in den Kulturen auftreten. Sowohl das Gesamtprozent von Kombinant einer Reihe als die Prozentzahl jeder einzelnen Kombinate sind zu berücksichtigen. Das Gesamtprozent aller Kombinant drückt nämlich den Grad der Heterozygotie einer Deszendenz aus, das Einzelprozent einer Kombinate die Heterozygotie gerade in bezug auf die Eigenschaften, die die betreffende Kombinate konstituieren. Das Gesamtprozent mehrerer Reihen oder ganzer Jahrgänge, das DE VRIES meistens anführt, hat aber ein sehr untergeordnetes Interesse, weil hohe und niedrige Spaltungszahlen hier ausgeglichen werden.

Was dann erstens das Gesamtprozent einer Reihe betrifft, so ist folgendes aus den Versuchen ermittelt. Von den im Stammbaum I weiter verfolgten zwei D₁-Reihen spaltet die eine (11—13) ungefähr 3 % abweichende Phänotypen ab; sie zeigt also das von DE VRIES für *Oenothera Lamarckiana* im Durchschnitt angegebene »Mutationsprozent«. Die drei D₂-Reihen dieser Deszendenz (26—14, 29—14,

und 30—14), die eine grössere Individuenzahl haben, zeigen ungefähr dasselbe Prozent. — Die andere D_1 -Reihe der betreffenden Kultur (8—12) gibt auf eine Individuenzahl von 141 keine einzige Kombinant. Dass sie indessen jedenfalls heterozygotisch ist, zeigen die D_2 -Reihen dieser Deszendenz. Denn zwei unter ihnen (3—13 und 6—13) spalten ungefähr 3 % von Kombinant ab, während eine Reihe (4—13) ebenso wie die Mutterreihe keine Kombinant auf die Individuenzahl 141 ergibt. Die übrigen D_2 -Reihen dieses Zweiges zeigen auch keine Kombinant; sie haben aber nur geringe Individuenzahlen. Der Prozentsatz der Kombinant ist also in den Reihen des Stammbaumes I ungefähr derselbe wie DE VRIES in seinen Kulturen meist gefunden hat.

Das Gesamtprozent von Kombinant der Reihen des Stammbaumes II bietet wenig Interessantes, weil die D_2 -Reihen aus D_1 -Reihen stammen, die eine sehr geringe Individuenzahl haben, weshalb ein Vergleich zwischen D_1 und D_2 nicht gemacht werden kann. Auffallend ist indessen der sehr hohe Prozentsatz von Kombinant in der D_2 -Reihe 16—14, der 31,6 % beträgt.

Innerhalb des Stammbaumes III sind die Deszendenzen während dreier Generationen verfolgt worden. Hier ist also die Reinzüchtung weiter durchgeführt worden als in den beiden Stammbäumen I und II. Die D_1 -Reihen haben alle eine geringe Individuenzahl, weshalb ihr Kombinantprozent unsicher wird. Schon in D_2 treten nebst Reihen, die ein Abspaltungsprozent von 3 % oder minder haben, einige Reihen auf, die ein viel höheres Abspaltungsprozent zeigen (5 % in der Reihe 34—13, 7,8 % in 4—14 und sogar 31,25 % in 1—14). Die D_3 -Reihen zeigen auch grösstenteils ein höheres Abspaltungsprozent als 3 % und höher als die D_2 -Reihen, von denen sie abstammen. Die D_2 -Reihe 32—13 hat das Abspaltungsprozent 2,1, ihre D_3 -Reihen die Prozentsätze 9,6, 7,9, 5,1, 3,8 und 1,7; die D_2 -Reihe 34—13 das Abspaltungsprozent 5, ihre D_3 -Reihen die Prozentsätze 9,7, 6,25, 5,5, 4, 2,67 und 1,3.

Es scheint also, als ob man durch fortgesetzte Reinzüchtung das Gesamtprozent der abgespalteten Kombinant wesentlich steigern könnte.

Es ist noch zu ermitteln, ob der Prozentsatz einer gewissen Kombinant in verschiedenen Reihen einer Kultur verschieden ausfallen kann. Gewöhnlich tritt eine Kombinant in einem Prozentsatz, der bedeutend niedriger als 1 % ist, auf. Einige Fälle kommen indessen vor, wo das Abspaltungsprozent einer Kombinant bedeutend gesteigert ist. Der Stammbaum III, der teils von einer einzigen Pflanze seinen Ursprung hat, teils durch drei Generationen reingezüchtet worden ist, gibt auch das beste Beispiel für eine Steigerung des Abspaltungsprozents einer bestimmten Kombinant ab. In der D_2 -Reihe 34—13 wird der *stricta*-Typus in einem Prozentsatz von 1,9 % abgespalten. Drei der Nachkommenschaften spalten auch gerade diese Kombinant in ungewöhnlich hohem Prozentsatz ab, nämlich 57—14 in 1,5 %, 45—14 in 2,3 % und 53—14 in 3,1 %. Eine D_2 -Schwesterreihe der erwähnten, nämlich 32—13, spaltet *stricta* in relativ niedrigem Prozentsatz (0,6 %) ab, in der

Mehrzahl der D_3 -Reihen ist er aber gesteigert; 33—14 ergibt nämlich 1 %, 36—14 1,3 % und 32—14 2,4 %.

Noch mehr gesteigert ist das Abspaltungsprozent bezüglich anderer Kombinantanten in gewissen Reihen. Die schon oben erwähnte D_3 -Reihe 45—14 des Stammbaumes III, die *stricta* in recht grossem Prozentsatz abspaltete, spaltet *rubrisepala* in noch höherem Prozentsatz ab, nämlich 2,9 %. Das Abspaltungsprozent für *rubrisepala* ist also hier ebenso gross wie gewöhnlich das Durchschnittsprozent aller Kombinantanten in der Mehrzahl der Reihen.

Ein noch grösseres Abspaltungsprozent einer Kombinate zeigen die Reihen 1—14 (Stammbaum III) und 16—14 (Stammbaum II). In der erst erwähnten Reihe wird *rubrisepala* in 12,5 % abgespaltet, *curta*, *lata* und *albida* in 6,3 %. In der letzten Reihe wird *lata* in 15,8 % abgespaltet, *dependens* in 10,5 %. Das Abspaltungsprozent nähert sich hier dem in den »Mutationskreuzungen« gewöhnlichst auftretenden Prozent von Kombinantanten. Man kann wohl geneigt sein, diese letzten hohen Prozentzahlen als nur zufällig zu betrachten, weil die Nachkommenschaften eine geringe Individuenzahl haben. In vielen anderen Reihen, die nicht den Hauptkulturen angehören, habe ich aber ähnliche, sehr hohe Prozentzahlen bezüglich einer einzigen Kombinate erhalten.

In den Reihen 58—14 und 62—14, von denen die erst erwähnte aus einer *Lamarckiana*-Pflanze der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *dependens* abstammte, die letzter erwähnte aus einer Kreuzung der Mutterpflanze der Reihe 58—14 mit einer anderen *Lamarckiana*-Pflanze der erwähnten Kreuzung, war das Abspaltungsprozent in beiden Reihen hoch. 58—14 hatte nur 7 Individuen, von denen 3 *lata* waren, also 42,9 %. 62—14 enthielt 35 Individuen, von denen 2 *lata* waren, also 5,7 %. Die reiche *lata*-Abspaltung wiederholt sich also auch in der Kreuzung (obgleich das Abspaltungsprozent der Kreuzung, mit der reinen Deszendenz verglichen, beträchtlich herabgesetzt ist), was wohl so gedeutet werden muss, dass die hohen Zahlen der abgespalteten Kombinate nicht zufällig sein können.

Auch in einigen Reihen, die nicht der *O. Lamarckiana* angehören, habe ich frappant hohe Prozentsätze einer gewissen Kombinate erhalten. In diesen Fällen ist nur ein einziger Kombinantentypus in einer Reihe abgespaltet worden, der in den anderen Reihen derselben Abstammung ganz und gar gefehlt hat, obgleich die Individuenzahl der letzteren Reihen oft eine grössere als die der spaltenden Reihe gewesen ist. Die Reihe 40—13, die aus einem sehr hochwüchsigen Individuum der DE VRIESSchen *gigas* abstammte, ergab von 29 Individuen 10 *gigas-nanella*-Pflanzen, also 34,5 %. Die *gigas*-Reihe 130—14 enthielt 18 Individuen, von denen 4 *gigas-nanella* waren, also 22,2 %. Die Reihe 110—14, die eine F_3 -Reihe einer Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *O. biennis* repräsentierte, spaltete auf 14 Individuen sogar 4 Kombinantanten von dem *rubrisepala*-Typus ab. Die übrigen Reihen dieser Kreuzung, die zusammen mehr als 200 Individuen umfassten, zeigten keine einzige *rubrisepala*, weshalb es unmöglich ist, die Abspaltung der *rubrisepala* in einem grossen Prozentsatz in der Reihe 110—14 auf eine reine Zufälligkeit zurückzuführen.

Speziell aus den erwähnten *gigas*- und *Lamarckiana* $\times$ *biennis*-Reihen geht hervor, dass das hohe Abspaltungsprozent dieser Reihen nicht als zufällig betrachtet werden kann, wenn auch die Reihen eine ziemlich niedrige Individuenzahl haben. Es liegt wohl deshalb kein Grund vor, die hohen Prozentsätze gewisser *Lamarckiana*-Reihen als rein zufällig zu betrachten. Wäre es übrigens so, dass kleine Reihen den Kombinanten z. B. bessere Entwicklungsbedingungen boten, weil diese in den Keimungstöpfen infolge der geringen Individuenzahl weniger leicht von den *Lamarckiana*-Pflanzen verdrängt wurden, so mussten die kleinen Deszendenzen durchschnittlich einen grösseren Prozentsatz der Kombinanten als die grösseren Deszendenzen zeigen, was indessen nicht der Fall ist.

DE VRIES erwähnt für *albida* und *nanella* (129, S. 249 u. 261) sehr hohe »Mutationscoefficiente« (9 bis 3 %). Zu bedenken ist indessen, dass diese hohen Prozentsätze einer Kombinate sich nicht auf einzelne Nachkommenschaften beziehen, sondern das Durchschnittsprozentsatz ganzer Kulturen eines Jahres oder sogar mehrerer Jahre bezeichnen. Ist aber das Durchschnittsprozentsatz hoch, liegt es nahe anzunehmen, dass einzelne Nachkommenschaften einen noch höheren »Mutationscoefficient« als den durchschnittlichen gezeigt haben. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass DE VRIES ähnliche »hochmutable« Reihen, wie die von mir gefundenen, in seinen Kulturen gehabt hat, obgleich sie in seinen Durchschnittszusammenstellungen verschleiert worden sind.

Meine Reinzüchtungsversuche mit *O. Lamarckiana*, um die Abspaltung der Phänotypenkombinant, also den »Mutationsprozess« der Art zu verfolgen, haben zusammenfassend folgende Tatsachen ermittelt.

1. Kulturen aus verschiedenen Ausgangspflanzen spalten Kombinant ganz verschiedener Phänotypengruppen ab.
2. Das Durchschnittsprozentsatz verschiedener Reihen einer Kultur fällt oft sehr verschieden aus.
3. Das Abspaltungsprozent einer gewissen Kombinate fällt oft in verschiedenen Reihen sehr verschieden aus und ist in einigen Fällen so hoch gewesen, dass die Kombinate in einem Prozentsatz hervorgeht, der sich sogar einer monohybriden Mendelspaltung nähert.

Ausser der Reinzüchtung hat man noch ein Mittel, die *O. Lamarckiana* zu analysieren, nämlich durch Kreuzung der Art mit den Kombinant. Einige derartige Kreuzungen habe ich ausgeführt, nicht aber so methodisch und nicht in der Umfassung, wie ich jetzt wünschen würde, weil die Reinzüchtungsversuche bis jetzt die Hauptsache gewesen sind. Ehe ich auf diese Kombinant-Kreuzungen eingehe, muss ich indessen eine Übersicht der Erbliehkeitsverhältnisse der schon untersuchten Kombinant geben, denn diese Kenntnis ist ja die Vorbedingung der Beurteilung der Kombinantkreuzungen.

6. Die Erblchkeitsverhältnisse der Kombinant en meiner Kulturen.

Undulata-Kombinante.

Eine Deszendenz der *undulata* wurde 1913 aufgezogen, die 43 Individuen umfasste; 40 waren *Lamarckiana* und drei *undulata*. Ausserdem kamen recht viele, schwache Rosetten vor, von denen einige *nanella*-ähnlich waren, die aber trotz sorgfältiger Pflege bald nach dem Auspflanzen abstarben. Auch die *Lamarckiana*-Pflanzen der *undulata*-Deszendenz waren schwächer als Durchschnitts-*Lamarckiana*. Diese Kombinante ist also inkonstant und reproduziert sich in einem sehr geringen Prozentsatz.

Gigantea-Kombinante.

Diese Kombinante ist in bezug auf die Rieseneigenschaften in der Hinsicht konstant, dass sie nicht *Lamarckiana* abspalten kann. Innerhalb des Typus ist indessen eine erbliche quantitative Variabilität zu konstatieren, wie ich in »*Oenothera* 1912» (S. 168—171) näher auseinandergesetzt habe.

Excelsa-Kombinante.

Wie oben erwähnt ist diese Kombinante fast ganz selbststeril. Es ist mir bis jetzt nur gelungen, aus einer Pflanze ($^{34}_{147}$ —13) zwei Deszendenten, aus einer anderen ($^{32}_{96}$ —13) eine einzige zu erhalten. Eigentümlich war, dass diese sämtlichen Deszendenten schmalblättrig waren. Nur bezüglich der schmalen Blätter stimmten sie indessen mit einander überein, sonst waren sie ziemlich ungleich und waren alle partielle *gigas*-Kombinanten.

Aus der *excelsa* $^{34}_{147}$ —13 erhielt ich die zwei Deszendenten, $^{99}_1$ —14 und $^{99}_2$ —14. Diese beiden Pflanzen stimmten in bezug auf folgende Eigenschaften überein. Sie waren niedriger als *Lamarckiana*, während ja *excelsa* höher ist. Der Stengel war von der Dicke der *Lamarckiana* oder noch schmaler. Die Blätter waren schmal, ganz glatt, scharf und lang zugespitzt, graugrün mit flachem Rand, alles Eigenschaften, die den *gigas*-Merkmalen ganz entgegengesetzt sind. Nur Knospen, Blüten, Griffel und Narben waren ausgeprägt *gigas*-ähnlich, die Narben sehr lang. Die Früchte waren länger als bei *gigas*, wegen des geringen Samens wurden sie aber nicht voll ausgebildet, weshalb ihre Form nicht zu ermitteln war. Der Pollen war spärlich, fehlte in einigen Blüten sogar ganz. Die beiden Pflanzen differierten unter sich bezüglich der Knospenfarbe, die bei $^{99}_1$ fast ebenso stark rot wie bei *rubrisepala* war, bei $^{99}_2$ grüngelb wie bei *excelsa*. Die Blätter waren bei $^{99}_2$ noch schmaler und der Stengel noch winziger als bei $^{99}_1$ (fast wie ein *lata*-Stengel; vgl. Fig. 15, wo die »Gerippe« der beiden Pflanzen zusammen photographiert sind). Von $^{99}_1$ ergab von 9 selbstbestäubten Blüten nur eine einzige eine ziemlich unentwickelte Kapsel mit einigen vollentwickelten Samen. Bei spontaner Befruchtung wurden nur einige halbentwickelte oder noch mehr reduzierte Kapseln gebildet.

Die Sterilität war also sowohl eine männliche als weibliche. $^{99}/_2$ war in noch höherem Grade steril. Von 25 geselbsteten Blüten ergab keine einzige Samenan-
satz, sondern die Kapseln verwelkten und fielen ab. Die Blüten, die offener Be-
stäubung ausgesetzt gewesen waren, ergaben nur sehr rudimentäre Früchte, in
denen nur ein oder ein paar Samen anzutreffen waren. Auch die ♀-Sterilität war
also sehr stark.



Fig. 15. Die *excelsa*-Deszendenten $^{99}/_1$ —14 (rechts) und $^{99}/_2$ —14 (links). Obgleich die Pflanzen von einem Sturm stark beschädigt worden waren, wurden sie jedoch photographiert, um folgendes zu zeigen: die sehr langen und schmalen Blätter und die dicken Knospen der $^{99}/_1$ —14 und den sehr schmalen Stengel und die feinen Zweige der $^{99}/_2$ —14. Vgl. *excelsa*, Fig. 3, rechts.

Die einzige Deszendente ($^{100}/_1$ —14) der zweiten untersuchten *excelsa*-Pflanze ($^{92}/_{96}$ —13) stimmte nur bezüglich der schmalen, glatten Blätter mit den zwei oben besprochenen Deszendenten überein. Sonst war sie in fast allen Eigenschaften diesen ungleich (vgl. Fig. 15 und 16). Die Blattspitze war nicht wie bei diesen eben, sondern stark tordiert. Die Blätter waren dick, dunkelgrün, also von *gigas*-Farbe, mit scharf gezähntem Rand. Die Knospen waren gar nicht *gigas*-ähnlich, sondern gerade von der Grösse und Form der *rubrisepala*, stärker rot pigmentiert als bei *Lamarckiana* und ganz pigmentiert, aber eine Nuance lichter als bei *rubrisepala*,

mehr in das Gelbliche hinübergreifend. Blüten klein, bedeutend kleiner als die der *Lamarckiana*, hellgelb. Der Griffel und die Narben waren dicker als bei *Lamarckiana*, aber schmaler als bei *excelsa*. Die Narben waren auffallend kurz (vergl. $^{99}/_1$ und $^{99}/_2$). Pollen kam reichlich vor, war aber offenbar nicht zur Selbstbestäubung fähig, denn 22 geselbstete Blüten setzten keinen einzigen Samen an. Die



Fig. 16. Die *excelsa*-Deszendente $^{100}/_1$ —14.

Samenanlagen waren wohlausgebildet, was daraus hervorging, dass spontan bestäubte Blüten wohlentwickelte, samenreiche Kapseln ergaben. Ob die Ursache des ausbleibenden Ansatzes bei Selbstbefruchtung auf Selbststerilität beruhte oder darauf, dass der Pollen überhaupt nicht befruchtungsfähig war, wurde nicht weiter untersucht. Die reichliche Pollenmenge spricht aber für die erste Alternative. Die Früchte waren sehr kurz und dick, durchaus *gigas*-ähnlich.

Die Blattfarbe, die Blattdicke, die Früchte und graduell der Griffel und die Narben waren bei dieser Pflanze von Riesennatur, sonst aber zeigte sie keine Rieseneigenschaften.

Von der *excelsa*-Pflanze $^{32}/_{96}$ —13 zog ich eine Nachkommenschaft auf, die aus offener Bestäubung dieser Pflanze ihren Ursprung hatte. Diese Nachkommenschaft war sehr heterogen. 2 Pflanzen waren *Lamarckiana*, 2 *stricta*, 1 *dependens*, 1 *rubrisepala*, 3 *obscura* und 2 waren Rosetten, die an die bei Selbstbestäubung der Pflanze erhaltene $^{100}/_1$ —14 durch die dunkelgrünen, stark gezähnten Blätter erinnerten. Sie waren aber kleiner, und die Blattstiele waren sehr lang, während die Spreite kurz, aber nicht schmal war; ihre grösste Breite lag in der Mitte, nicht im oberen Drittel wie bei $^{100}/_1$. Sie bildeten also einen neuen Rosettentypus (Fig. 17). Dieser letzte Typus kann nicht die Folge einer Bestäubung der Mutterpflanze durch einen derartigen Typus sein, da ich diesen Typus in meinen Kulturen sonst nie erhalten habe. Eine solche Erklärung könnte man natürlich in bezug auf die übrigen Typen der Nachkommenschaft anwenden, da ich sie alle in dem Jahre 1913 in meinen Kulturen hatte. Dies ist jedoch nicht wahrscheinlich, weil die betreffenden Typen (*rubrisepala* ausgenommen) so selten waren, dass die Aussicht auf eine Bestäubung der *excelsa*-Pflanze $^{32}/_{96}$ mit Pollen derselben, da sie mitten unter *Lamarckiana*-Pflanzen stand, sehr gering gewesen sein muss. Übrigens wich auch eine der *stricta*-Pflanzen von dem durchschnittlichen Aussehen dieses Typus beträchtlich ab, indem sie kleine Blüten und reiche Verzweigung sowohl aus der Rosette als aus dem Hauptstengel hatte.



Fig. 17. Deszendente des *excelsa*-Typus.

Die Untersuchung der Nachkommenschaft des *excelsa*-Typus zeigt, dass er nicht konstant ist, sondern bei Selbstbestäubung schmalblättrige Formen von mehreren Typen ergibt, die partielle Riesenkombinanten bilden.

Stricta-Kombinante.

Von der *stricta*-Kombinante habe ich die Nachkommenschaft zweier Pflanzen aufgezogen; die eine Pflanze ($^{34}/_{109}$ —13) ergab nur 14 Nachkommen, von denen 10 *Lamarckiana*, 4 *stricta* waren. Von der anderen *stricta*-Pflanze ($^{32}/_{101}$ —13) erhielt ich eine Nachkommenschaft von 104 Individuen, die sehr bunt war: 48 Individuen waren *Lamarckiana*, 42 *stricta*, 4 *albida*, 3 *curta*, 2 *dependens*, 1 *rubrisepala*, 1 *lata*, 1 *nanella*, und 2 bildeten einen neuen Typus. Der *stricta*-Typus ist also nicht konstant, sondern spaltet sowohl *Lamarckiana* als 6 der Typen, die aus dieser hervorgehen, nebst einem neuen Typus ab.

Dieser neue Typus, der während des ganzen Sommers in Rosettenstadium verweilte, erinnerte hinsichtlich der Blattform wohl am meisten an den *curta*-Typus. Die Blätter waren aber sehr langgestielt (während die *curta*-Blätter extrem kurzgestielt sind), und die Spreiten sehr charakteristisch schräg aufrecht gerichtet. Die Blattspreite war am Rande gekräuselt, während *curta* längs des Mittelnervs Buckel hat.

Curta-Kombinante.

Von dem *curta*-Typus habe ich die Nachkommenschaft nur eines einzigen Individuums aufgezogen, die 34 Pflanzen enthielt. 33 Individuen hatten *curta*-Typus, ein einziges war aber ein ganz anderer Typus der *rubrinervis*-Gruppe, nämlich *rubrisepala*.

Rubrisepala-Kombinante.

Aus der schon 1908 zum ersten Mal aufgetretenen Pflanze dieses Typus habe ich während der folgenden Jahre mehrere Reihen aufgezogen, die zusammen 543 Individuen umfasst haben. Alle sind von *rubrisepala*-Typus gewesen, ein einziges Individuum ausgenommen, das einen Kompromisstypus zwischen *rubrisepala* und *pallida* bildete.

Später ist der Typus mehrmals in verschiedenen Kulturen abgespaltet worden. Von drei Individuen, die in F_1 einer Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *undulata* auftraten, habe ich die Nachkommenschaft aufgezogen. In der Nachkommenschaft (88—14) einer dieser Pflanzen ($^{12}/_{45}$ —13) erhielt ich 73 Individuen, von denen 72 *rubrisepala* waren, eins aber eine Doppelkombinante *rubrisepala-dependens* bildete. Die zweite *rubrisepala*-Pflanze ($^{12}/_{139}$ —13) ergab eine Nachkommenschaft (89—14) von 95 Individuen, von denen 90 *rubrisepala*, 2 *rubrisepala-dependens* und drei *rubrisepala-nanella* waren. Von den *rubrisepala-nanella*-Pflanzen waren zwei fast ganz gesund, die dritte von dem gewöhnlichen, krankhaften Aussehen der *nanella*. Interessant ist, dass *nanella* hier aus einer Pflanze mit der Pigmentierung von *rubrinervis* hervorgeht. DE VRIES hat aus seinem *rubrinervis*-Typus niemals *nanella* erhalten und legt darauf grosses Gewicht, weil das »Mutationsvermögen« in bezug auf *nanella* bei *rubrinervis* erloschen sein sollte. Da *rubrisepala* nicht die Eigenschaft der Sprödigkeit der *rubrinervis* besitzt, die nach DE VRIES die Abspaltung der Zwerge hindern sollte, widerspricht aber mein Resultat dem seinigen nicht. Es ist aber nicht richtig zu behaupten, dass *rubrinervis nanella* nicht abspalten kann. Ein Typus, der die Eigenschaft der Sprödigkeit besitzt, kann wahrscheinlich nicht *nanella* abspalten, aber die Sprödigkeit und die sonstigen Eigenschaften der *rubrinervis* sind nicht korrelativ verbunden. Nichtspröde Typen mit der charakteristischen Pigmentierung der Knospen von *rubrinervis* können aber *nanella* abspalten, wie DE VRIES selbst für den *subrobusta*-Typus gezeigt hat und wie die Nachkommenschaft einer bestimmten *rubrisepala* Pflanze (nicht aber die anderen untersuchten *rubrisepala*-Individuen) meiner Kulturen lehrt. Wir haben es also hier mit einer Beeinflussung zweier Eigenschaften zu tun, nicht aber zweier

Typen. — Die dritte *rubrisepala*-Pflanze der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *undulata* (¹²/₁₇₉—13), deren Nachkommenschaft (90—14) untersucht wurde, ergab 84 Individuen, die alle *rubrisepala* waren.

Der *rubrisepala*-Typus bildet also eine Eigenschaftskombination, die *Lamarckiana* nicht realisieren kann. Er ist also in gewissen Eigenschaften von *Lamarckiana* konstant different. Dass er aber kein Genotypus ist, geht daraus hervor, dass verschiedene Reihen des Typus verschiedene Neukombinanten abspalten, die Doppelkombinanten von *rubrisepala* und anderen Kombinantensind. Innerhalb von *rubrisepala* geht also ein ähnlicher Spaltungsprozess vor sich wie bei *O. Lamarckiana*. Bis jetzt sind nur *dependens* und *nanella* aus *rubrisepala* abgespaltet worden, und es ist wohl nicht wahrscheinlich, dass alle die Kombinantentypen der *O. Lamarckiana* auch aus *rubrisepala* hervorgehen können. Interessant ist, dass *pallida* aus *rubrisepala* hervorgeht, denn diesen Typus habe ich niemals aus *O. Lamarckiana* erhalten, wohl aber geht er aus der Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana* immer hervor. Die Voraussetzung des Abspaltens dieses Typus ist also, dass zuerst die *rubrisepala*-Kombination gebildet wird.

Pallida-Kombinante.

Von dieser Kombinante, die wie erwähnt nur aus der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *rubrisepala* erhalten werden kann, oder direkt aus *rubrisepala* in Kombination mit den Eigenschaften dieses Typus, habe ich die Nachkommenschaft zweier Pflanzen untersucht. Die eine Nachkommenschaft enthielt nur 4 Individuen, die alle *pallida* waren. Die andere hatte 38 Individuen, von denen 4 mit *pallida*-Eigenschaften gewisse Eigenschaften der *rubrisepala* und *dependens*-Typen kombinierten. *Pallida* ist also ein inkonstanter Typus.

Longepetiolata-Kombinante.

Die aufgezogene Nachkommenschaft einer einzigen Pflanze dieser Kombinante enthielt 8 Pflanzen, von denen 6 *Lamarckiana* waren und zwei den Typus der Mutterpflanze wiederholten. Diese Kombinante ist also in dem Grade inkonstant, dass sie *Lamarckiana* wieder zurückgeben kann.

Dependens-Kombinante.

Die Nachkommenschaften dreier Pflanzen dieser Kombinante sind untersucht worden. Alle haben Spaltung in *Lamarckiana* und *dependens* gezeigt. Die Nachkommenschaft 15—12 spaltete in 11 *Lamarckiana* und 4 *dependens*, 64—14 in 32 *Lamarckiana* und 28 *dependens*, 63—14 in 13 *Lamarckiana*, 7 *dependens* und 2 *lata*.

Crispa-Kombinante.

Eine untersuchte Pflanze dieser Kombinante ergab eine Nachkommenschaft von 79 Individuen, die mit Ausnahme zweier Pflanzen alle den Typus der Mutterpflanze zeigten. Die eine abweichende Pflanze war eine Doppelkombinante *crispa*-

dependens, die andere ähnelte sehr *pallida*; da sie sich so spät entwickelte, dass sie die Blüte nicht erreichte, war es indessen nicht zu entscheiden, ob sie auch in bezug auf die Blüten mit diesem Typus übereinstimmend war.

Flavescens-Kombinante.

In »*Oenothera* 1912« erwähnte ich eine Nachkommenschaft von 11 Individuen einer gelbscheckigen Pflanze, die alle Charaktere der Mutterpflanze wiederholten. Später habe ich die Nachkommenschaft nicht weiter verfolgt. Der Typus ist nur dieses einzige Mal in meinen Kulturen hervorgegangen.

Obscura-Kombinante.

Wie oben erwähnt ähnelt der *obscura*-Typus sehr dem *scintillans*-Typus von DE VRIES. Von *obscura* habe ich nur die Nachkommenschaft einer einzigen Pflanze aufgezogen, die 17 Individuen enthielt. Alle ohne Ausnahme waren *obscura*, während *scintillans* inkonstant ist, also *Lamarckiana* in grösserem oder kleinerem Prozentsatz abspaltet. Da die Individuenzahl der betreffenden Nachkommenschaft indessen klein ist und da DE VRIES anderseits *scintillans*-Pflanzen gefunden hat, die nur 10 % *Lamarckiana* abspalten, ist es möglich, dass die Konstanz des *obscura*-Typus nur scheinbar ist.

Die Untersuchung der Nachkommenschaften der Kombinanten meiner Kulturen hat gezeigt, dass sie alle (möglicherweise mit Ausnahme der *obscura*- und *flavescens*-Kombinante) in grösserem oder kleinerem Grade inkonstant sind. *Undulata*, *stricta*, *longepetiolata* und *dependens* spalten *Lamarckiana* in grossem Prozentsatz ab. *Excelsa*, *gigantea*, *curta*, *rubrisepala*, *pallida* und *crispa* können nicht mehr *Lamarckiana* realisieren, wiederholen aber den Kombinationsprozess der *O. Lamarckiana* und produzieren deshalb neue Kombinanten oder Doppelkombinant. Während DE VRIES für die Mehrzahl seiner Typen behauptet, dass sie konstant sind, ist im Gegenteil die Inkonstanz bei den meinigen die Regel. Ich kann also bezüglich meiner Phänotypen nicht dasselbe sagen, das DE VRIES von den seinigen hervorhebt, nämlich dass sie konstante neue Arten sind. Vielmehr zeigen sie, ebenso wie *O. Lamarckiana*, Spaltung und Neukombinierung ihrer Eigenschaften. Nur sind sie weniger variabel, was so erklärt werden muss, dass sie weniger komplizierte Heterozygoten bilden, weil einige Eigenschaften abgespaltet worden sind, d. h. in negatives Homozygotenstadium eingetreten sind.

7. Die Kombinanten-Kreuzungen.

Nachdem wir das Verhalten der Kombinanten bei Selbstbestäubung kennen gelernt haben, werde ich einige Kreuzungen zwischen Kombinante und *Lamarckiana* behandeln. Da ich mich aber bis jetzt hauptsächlich mit der Reinzüchtung der

O. Lamarckiana beschäftigt habe, habe ich nur wenige dergleiche Kreuzungen ausgeführt. Dass mein Material in bezug auf diese Untersuchungen also nicht sehr gross ist, beruht nicht darauf, dass ich die Kombinant-Kreuzungen als minder wichtig als die Reinzüchtung der *O. Lamarckiana* betrachte. Im Gegenteil sind sie vielleicht noch wichtiger, weil man, falls man *Lamarckiana* mit einer Kombinate kreuzt, die bezüglich gewisser Eigenschaften das negative Homozygotenstadium der *Lamarckiana*-Pflanze ist, eine Gamolyse der *Lamarckiana*-Pflanze ausführt. Die Ursache, dass ich bis jetzt diese Gamolyse nicht in grösserem Umfang ausgeführt habe, liegt nur darin, dass ich meine Kulturen innerhalb des Rahmens halten musste, in dem es mir möglich war, das Material noch genau durchzumustern und zu beherrschen.

Aus zwei Gründen bedauere ich indessen, dass meine Versuche nicht vollständiger sind. Erstens weil ich nicht die Kreuzungen reziprok ausgeführt habe. Dass es nicht geschehen ist, beruht indessen darauf, dass DE VRIES *O. Lamarckiana* als homogam betrachtet hat (148, S. 32). Nach seinen letzten Untersuchungen scheint es indessen, als ob jedenfalls gewisse Eigenschaften der *Lamarckiana*, nämlich die *scintillans*-konstituierenden, wirklich heterogam sind (148, S. 262). Ist schon einmal diese Unregelmässigkeit bei *O. Lamarckiana* gefunden, sind natürlich die reziproken Kreuzungen nicht mehr zu vernachlässigen.

Die andere Frage, zu deren Lösung ich noch wenig beigetragen habe, wenn ich sie auch schon gestreift habe, ist die, ob die aus einer Kreuzung Kombinate $\times$ *Lamarckiana* in F_1 erscheinenden Typen konstant sind (d. h. ebenso konstant wie die Elternformen). Die diesbezüglichen Versuche von DE VRIES sind nämlich gar zu unvollständig und sind so zusammengestellt worden, dass die Nachkommen-schaften nach Jahrgang zusammengeschlagen sind, wie ich näher unten besprechen werde.

Mit den gemachten Reservationen lege ich also meine Versuche über die »Mutationskreuzungen« vor, weil sie, wenn auch unvollständig, wenigstens in einigen Punkten einige Aufklärung geben.

Ich gehe erst auf die Kreuzungen der *Lamarckiana*-spaltenden Kombinant mit *O. Lamarckiana* ein.

***Lamarckiana* $\times$ *undulata*.**

Die bei dieser Kreuzung angewandten Pflanzen gehörten beide der Kreuzung 3×1 —1911, Stammbaum I, S. 72. Die *Lamarckiana*-Pflanze war zugleich die Mutterpflanze des weissnervigen Zweiges dieses Stammbaumes, spaltete also in ihren D_1 - und D_2 -Reihen hauptsächlich Riesenkombinant ab. Das Resultat der Kreuzung war das folgende:

Undulata tritt also in F_1 nur in einem einzigen Individuum auf, also in 0,4 %, obgleich die Generation gross ist. Ausserdem erscheint die nahe verwandte *lata* in einem Individuum. Da indessen *undulata* bei Selbstbestäubung nur 7,5 % *undulata*-Deszendenten ergibt (S. 80), ist ja dieses Resultat kaum unerwartet. Auffallend ist aber, dass eine Kombinate einer ganz anderen Typengruppe, nämlich *rubrisepala*, in einem grösseren Prozentsatz als *undulata* auftritt (2 %). Von den F_1 -Individuen sind 6 *Lamarckiana*- und 3 *rubrisepala*-Pflanzen untersucht. Eine der *Lamarckiana*-Reihen spaltet *undulata* in dem Prozentsatz 0,9 ab, eine andere *lata* in ungefähr demselben Prozent (1 %). Die anderen *Lamarckiana*-Reihen ergeben keine Kombinate der *lata*-Gruppe. In einigen Reihen treten also *undulata*- und *lata*-Kombinate in ebenso grossem Prozentsatz wie in F_1 auf, in anderen aber gar nicht. Die Reihen aus *rubrisepala*-Pflanzen geben nur *rubrisepala* und Doppelkombinate von diesem und anderen Typen.

Das Resultat dieser Kreuzung erinnert fast gar nicht an das Schema, das DE VRIES für die Mutationskreuzungen aufgestellt hat, nämlich Abspaltung der Kombinate nebst *Lamarckiana* in grossem Prozentsatz in F_1 und Konstanz beider Typen in F_2 . Statt dessen tritt *undulata* in F_1 in einem so geringen Prozentsatz auf, dass er nicht grösser als ein »normales Mutationsprozent« ist. In grösserem Prozentsatz tritt aber *rubrisepala* in F_1 hervor, obgleich sie weder in der Nachkommenschaft der *undulata* oder des *Lamarckiana*-Elters der Kreuzung erschienen ist. Die D_1 - und D_2 -Reihen der letztgenannten Pflanze sind im Gegenteil dadurch ausgezeichnet, dass sie Riesentypen, nicht aber *rubrinervis*-Typen abspalten. Wie dies Resultat zu deuten ist werde ich weiter unten in der zusammenfassenden Darstellung bei der Behandlung der Kreuzungen zwischen *Lamarckiana* und den *Lamarckiana*-spaltenden Kombinate auseinandersetzen.

Gerade so abweichend wie die F_1 -Spaltung vom gewöhnlichen Schema der »Mutationskreuzungen« ist, ist auch die F_2 -Spaltung. Denn *undulata* und *lata* treten hier in ebenso grossem Prozentsatz wie in F_1 auf (ungefähr 1 %), jedoch nicht in allen Deszendenzen. Auch dies Resultat wird durch die unten gegebene Erklärung verständlich.

Zu bemerken ist noch die schon oben erwähnte *nanella*-Spaltung der einen *rubrisepala*-Reihe (F_2). Bei der Behandlung der Nachkommenschaft von *undulata* wurde erwähnt, dass schwache Typen, von denen einigen als *nanella* identifiziert werden konnten, jedoch nicht lebensfähig waren, hier in grossem Prozentsatz erschienen. Die *nanella*-Spaltung der *undulata* wiederholt sich also auch in einer Nachkommenschaft der F_2 der *undulata*-Kreuzung, obgleich sie eine *rubrisepala*-Reihe ist, während *nanella*-Pflanzen in F_1 ganz fehlen.

Lata × *Lamarckiana*.

Im Jahre 1911 wurden zwei Kreuzungen dieser Verbindung ausgeführt. Sie ergaben indessen nur je eine und drei Pflanzen. Die einzige Pflanze der ersten Kreuzung war eine *Lamarckiana*, von den drei Pflanzen der anderen Kreuzung

waren zwei *Lamarckiana*, eine *stricta*. *Lata* trat nicht auf, was ja bei der sehr kleinen Individuenzahl kaum zu erwarten war. Die Nachkommenschaft je einer *Lamarckiana*-Pflanze der beiden Kreuzungen sowohl als ihre reziproken Kreuzungen wurden weiter verfolgt. Auch in diesen vier F_2 -Reihen, die je 86, 176, 117 und 58 Individuen enthielten, trat keine einzige *lata* auf, wohl aber andere Kombinant. Sie waren also »konstant«, d. h. »nicht *lata*-spaltend«.

1913 wurden einige Kreuzungen zwischen einer einzigen *lata* als Mutterpflanze und drei *Lamarckiana* derselben Deszendenz, in der diese *lata* abgespaltet worden war, ausgeführt. Ausserdem wurde diese *lata* auch mit einer *Lamarckiana* einer Schwesterdeszendenz gekreuzt. Das Resultat war das folgende:

	<i>Lamarckiana</i>	<i>lata</i>	Andere Kombinant
$84/16-13 \times \left\{ \begin{array}{l} 84/14-13 \\ 84/18-13 \\ 84/12-13 \\ 82/64-13 \end{array} \right.$ (<i>lata</i>)	13 29 4 15	3 6 9 7	1 <i>rubrisepala</i> , 1 <i>nanella</i> 1 <i>rubrisepala</i> , 1 <i>crispa</i> , schmalblättrig

Die Zahlen sind auch in diesen Kreuzungen infolge geringer Samenbildung der gekreuzten Blüten zu klein, um die Basis einer Diskussion über den faktoriellen Verlauf der Spaltung bilden zu können. Eins ist indessen zu bemerken, nämlich dass die beiden grössten Deszendenzen auch *rubrisepala* abspalten, gerade wie die obenerwähnte Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *undulata*. Dieser Typus wird also aus der erwähnten Kreuzung leichter realisiert als gewöhnlich aus selbstbestäubter *Lamarckiana*, was für einen engen Zusammenhang zwischen Spaltungskombination und »Mutation« spricht.

Dependens $\times$ Lamarckiana.

Diese Verbindung habe ich zweimal ausgeführt. In beiden Fällen gehörten die gekreuzten Pflanzen derselben Deszendenz an. Die eine Kreuzung (4—12) ergab in F_1 28 *Lamarckiana* und 1 *dependens*, die andere (65—14) 63 *Lamarckiana*, 1 *stricta*, 1 *rubrisepala*, 1 *nanella* und 1 *crispa*, während in dieser Deszendenz keine einzige *dependens* erhalten wurde. *Dependens* verhält sich also bei der Kreuzung mit *Lamarckiana* wie *undulata*, wird folglich in F_1 in sehr geringen Prozentsatz abgespaltet. Beide Kombinant sind ja auch inkonstant, indem sie bei Selbstbefruchtung *Lamarckiana* in grossem Prozentsatz abspalten.

Von den *Lamarckiana*-Pflanzen der F_1 der erst erwähnten Kreuzung (4—12) wurde die F_2 einer Pflanze ($4/1$) untersucht, und diese Pflanze wurde auch als Mutterpflanze für drei Kreuzungen mit anderen *Lamarckiana*-Pflanzen der F_1 angewendet ($4/1 \times 4/3$; $4/1 \times 4/4$; $4/1 \times 4/5$). Diese Kreuzungen wurden ausgeführt, weil ich feststellen wollte, ob *dependens* vielleicht in den Kreuzungen der *Lamarckiana*-Pflanzen in grösserem Prozentsatz auftreten würde als nach Selbstbestäubung der Pflanzen. Die geselbstete *Lamarckiana*-Pflanze ($4/1$) ergab nur 7 Deszendenten, von denen 3

Lamarckiana, 3 *lata* und 1 *dependens* waren. Die Anzahl der Individuen ist ja gering, sie zeigt aber, dass von den Kombinanten ein ganz anderer Typus als der bei der ursprünglichen Kreuzung verwendete, nämlich *lata*, den grössten Prozentsatz bildet. Diese Erscheinung wiederholt sich in den Kreuzungsdeszendenz. Die eine ($\frac{4}{1} \times \frac{4}{5}$) enthielt 35 Individuen, von denen 33 *Lamarckiana*, 2 *lata* waren; die andere ($\frac{4}{1} \times \frac{4}{4}$) 98 Individuen, von denen 95 *Lamarckiana* waren, 1 *lata*, 1 *rubrisepala* und ausserdem eine, die eine nicht identifizierbare Aberrantenrosette war. Die dritte Kreuzungsdeszendenz ergab nur 4 Individuen, die alle *Lamarckiana* waren.

Auffallend für sowohl F_1 als F_2 der Kreuzung *dependens* $\times$ *Lamarckiana* ist, dass *dependens* sehr selten auftritt, während in F_2 von den Kombinant *lata* den grössten Prozentsatz bildet. Die einzige *dependens*-Pflanze, die in den F_2 -Reihen erscheint, tritt in der Nachkommenschaft der geselbsteten *Lamarckiana*-Pflanze auf, während die Deszendenz der gekreuzten *Lamarckiana*-Individuen keine einzige *dependens* abspalten, obgleich die letzteren viel grössere Individuenzahlen als die erstere haben.

Rubrisepala $\times$ Lamarckiana.

Von meinen Kombinant-Kreuzungen ist diese in der grössten Individuenzahl aufgezogen worden. Schon 1911 wurde sie zum ersten Mal ausgeführt und ist später mehrmals wiederholt worden. Bei den späteren Kreuzungen sind zwei *rubrisepala*-Pflanzen, die aus der ersten Kreuzung stammten, angewandt worden.

Die Resultate der ausgeführten Kreuzungen sind die folgenden:

Nr. der Deszendenz	Feldnummer der Eltern	Spaltung in F_1					
		<i>rubrisepala</i>	<i>Lamarckiana</i>	<i>pallida</i>	Verhältnis		
1	$\frac{55}{2}-11 \times \frac{5}{2}-11$	45	31	13	3,46	2,38	1
2	$\frac{48}{98}-12 \times \frac{19}{3}-11$	22	52	31	0,71	1,68	1
3	$\frac{23}{60}-13 \times \left\{ \begin{array}{l} \frac{12}{50}-13 \\ \frac{24}{32}-13 \\ \frac{11}{46}-13 \end{array} \right.$	66	19	10	6,6	1,90	1
4		46	12	13	3,54	0,92	1
5		57	11	6	9,50	1,83	1
6	$\frac{26}{22}-13 \times \left\{ \begin{array}{l} \frac{12}{50}-13 \\ \frac{11}{46}-13 \\ \frac{25}{46}-13 \end{array} \right.$	40	13	12	3,33	1,08	1
7		12	4	2	6,00	2,00	1
8		55	15	16	3,44	0,94	1
		343	157	103	3,33	1,5	1

Bei der Kreuzung von *rubrisepala*, die stark purpurrote Knospen hat, und *Lamarckiana*, die eine schwach braunrote Pigmentierung an ihren Knospen zeigt, tritt also, wie aus der obigen Zusammenstellung ersichtlich ist, neben den Elterntypen ein neuer Typus auf, der durch fast völlig pigmentfreie Knospen ausgezeichnet ist. Dieser Typus ist wohl ein sehr schlagender Beweis, dass ein neuer Phänotypus durch Zusammenwirken gewisser Erbinheiten gebildet wird. Nur bei einer bestimmten Faktorengruppierung, die

nie innerhalb der Individuen des *Lamarckiana*-Typus realisiert werden kann, ist die Voraussetzung seines Auftretens gegeben. Zuerst muss die *rubrisepala*-Kombination gebildet werden. Diese kann, wie oben erwähnt, *pallida* realisieren, aber nur als Doppelkombinante *rubrisepala-pallida*. Erst bei der Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana* muss der Typus aber hervorgehen, man könnte ja sagen mit der Sicherheit eines chemischen Experimentes. Es ist also bei seiner Bildung gar nicht die Frage von einer **Möglichkeit** (Mutation aus unbekannten Ursachen), sondern von einer **Notwendigkeit** (Faktorenkombination, die durch die Kreuzung entstehen muss). Er entsteht aber ebenso wie die »Mutanten« als eine plötzliche und diskontinuierliche Habitusänderung.

Es ist nun die Frage zu beantworten, ob man aus den gewonnenen Spaltungszahlen der Kreuzungen *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana* eine regelmässige Beziehung zwischen der Kreuzungsweise und der Spaltungsart ermitteln kann. Die oben zusammengestellten Zahlen erscheinen auf den ersten Blick ziemlich regellos. In allen Kreuzungen, N:r 2 ausgenommen, bildet *rubrisepala* die grösste Gruppe, *pallida* die kleinste, oder die *pallida*- und *Lamarckiana*-Gruppen sind fast gleich gross. Zwischen den *rubrisepala*-Gruppen der verschiedenen Kreuzungen sind aber die Differenzen gross. In N:r 4 und 8 ist das Verhältnis ungefähr dasselbe, nämlich 3 *rubrisepala*: 1 *Lamarckiana*: 1 *pallida*. Diese Kreuzungen sind auch mit *Lamarckiana*-Pflanzen derselben Abstammung wie die *rubrisepala* Pflanzen ausgeführt. Denn sowohl die *rubrisepala*-Pflanzen als diese *Lamarckiana*-Pflanzen gehörten F_2 -Reihen der Kreuzung N:r 1 an. Die anderen Kreuzungen sind aber alle mit *Lamarckiana*-Pflanzen nicht verwandter Reihen ausgeführt. Sie wurden auch unter dem Gesichtspunkte gemacht zu ermitteln, ob Reihen, die eine verschiedenartige Kombinantenspaltung zeigten, sich auch different in bezug auf die Spaltungszahlen bei Kreuzung mit ein und derselben *rubrisepala*-Pflanze zeigen würden. Andererseits wollte ich auch ermitteln, wie sich die zwei *rubrisepala*-Pflanzen bei Kreuzung mit derselben *Lamarckiana*-Pflanze verhalten würden.

Es ist nun aus der Zusammenstellung ersichtlich, dass die Kreuzungen mit *Lamarckiana* $^{11/46}$ (N:r 5 und 7) eine höhere Spaltungszahl an *rubrisepala* zeigen als die Kreuzungen mit *Lamarckiana* $^{12/50}$ (N:r 3 und 6). Die Reihe 11—13 spaltete keine *rubrinervis*-Kombinanten ab, sondern Riesenformen (vgl. Stammbaum I), während 12—13, die F_1 einer Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *undulata* war, eine reiche *rubrisepala*-Spaltung zeigte (vgl. S. 89). Die *Lamarckiana*-Pflanze dieser Reihe, $^{12/50}$, ergibt auch bei Kreuzung mit den *rubrisepala*-Pflanzen ein Resultat, dass sich dem nähert, das bei Kreuzung der *rubrisepala*-Pflanzen mit verwandten *Lamarckiana*-Pflanzen erhalten worden ist, während das Resultat der Kreuzungen mit $^{11/46}$, die einer Reihe von ganz anderer Spaltungsnatur angehörte, auch stark abweichend ist.

Diese Differenz der Kreuzungen mit $^{11/46}$ und mit $^{12/50}$ ist sowohl für die Kreuzungen, wo *rubrisepala* $^{28/50}$ die Mutter ist, als für die der *rubrisepala*-Pflanze $^{26/22}$ zu konstatieren. Der Prozentsatz an *rubrisepala* ist aber in den ersteren Kreuzungen (N:r 3 und 5) noch höher als in den letzteren (N:r 6 und 7), was folglich

ihre Ursache in einer Verschiedenheit der *rubrisepala*-Pflanzen haben muss. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass sowohl die *rubrisepala*- als die *Lamarckiana*-Pflanzen dieser Kreuzungen genotypisch different sind. Es kann deshalb nicht als richtig betrachtet werden, die Zahlenverhältnisse der Kreuzungen zu summieren und das Gesamtverhältnis als den Ausdruck einer einzigen, gleichartigen MENDELSpaltung zu betrachten. Für diese Ansicht der genotypischen Verschiedenheit von Pflanzen derselben Kombinantentypus spricht ja auch die Kreuzung Nr 2, wo *Lamarckiana* in Gegensatz zu den anderen Kreuzungen in bedeutend grösserem Prozentsatz als *rubrisepala* hervorgeht.

Wenn also, wie schon DE VRIES durch umfangreiche Versuche gezeigt hat, die »Erbzahlen« bei den Kombinantenkreuzungen stark schwanken, so scheint es indessen, als ob diese Schwankungen von der genotypischen Konstitution der Pflanzen verursacht wäre. Denn eine Parallelität zwischen der Art der Kreuzung und der Art der Spaltung ist in den diskutierten Versuchen nicht zu verkennen.

Um aber eine faktorielle Analyse zu erzielen, ist es jedoch nötig, die Kreuzungsversuche zwischen *rubrisepala* und *Lamarckiana* auf eine Reihe zu beschränken, wo *rubrisepala* hervorgegangen ist, also die Analyse innerhalb eines so engen Faktorenkomplexes wie möglich auszuführen.

Die aus der Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana* abgespaltete *pallida*-Kombinante habe ich sowohl mit *Lamarckiana* als mit *rubrisepala* gekreuzt. Das *rubrisepala*-Elter war die oben erwähnte $26/22$, die einer Schwesterdeszendenz der *pallida* angehörte; das *Lamarckiana*-Elter war die oben besprochene $24/32$, die auch einer Schwesterdeszendenz der *pallida* angehörte.

Die Kreuzung *pallida* $\times$ *Lamarckiana* ergab die Spaltung:

15 *Lamarckiana*: 8 *rubrisepala*: 8 *pallida*: 1 *rubrisepala-pallida*.

Aus der Kreuzung von *Lamarckiana* und *pallida* erhält man also als Kreuzungsnovum *rubrisepala*.

Die Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *pallida* ergab die Spaltung:

19 *Lamarckiana*: 18 *rubrisepala*: 3 *pallida*.

Aus dieser Kreuzung wurde also als Kreuzungsnovum *Lamarckiana* gebildet.

Das Resultat der Kreuzungen zwischen den Typen *Lamarckiana*, *rubrisepala* und *pallida* ist also, dass man aus jeder der drei möglichen Verbindungen *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana*, *rubrisepala* $\times$ *pallida* und *pallida* $\times$ *Lamarckiana* alle drei Typen in F_1 erhält. Der in der Kreuzung nicht eingehende Typus tritt also in F_1 als Kreuzungsnovum auf. Die drei Kreuzungen verhalten sich also bezüglich der in F_1 auftretenden Phänotypen ganz gleich. Das kann ja auf den ersten Blick eigentümlich erscheinen, und man könnte ja in dergleichen Resultaten eine Bestätigung der Auffassung sehen wollen, dass alle diese Typen dieselben Faktoren enthielten, nur in verschiedenem Aktivitätszustand. Aber ganz ähnliche Beispiele von MENDELSpaltungen in bezug auf

Farbenfaktoren sind schon mehrfach analysiert. Die Spaltung ist offenbar keine andere als die, die bei dem Vorhandensein epistatischer Faktoren erhalten wird, und worauf die Pelzfarbe der Nagetiere und die Blütenfarbe bei *Antirrhinum majus* schöne Beispiele abgeben. Nehmen wir ein einfaches Beispiel! Die gelbe Farbe der Blüte bei *Antirrhinum* ist von einem Faktor, der BAUR B nennt, bedingt, der auch Grundfaktor für Blütenfarbe überhaupt ist. Der Faktor F, der an B epistatisch ist, ist der Grundfaktor für rote Färbung der Blüte. Sehen wir nun, wie das Zusammenwirken dieser Faktoren sich gestaltet! Wir gehen von den drei möglichen heterozygoten Verbindungen dieser Faktoren aus, um der Ähnlichkeit mit *O. Lamarckiana* noch näher zu kommen, bei der positive Homozygoten nicht gebildet werden. Diese müssen drei Phänotypen bilden, nämlich BbFf (rot), Bbff (gelb), bbFf (weiss).

Die Kreuzung dieser Phänotypen ergibt folgendes Resultat:

rot (BbFf) $\times$ gelb (Bbff) spaltet in rot, gelb und weiss
 rot (BbFf) $\times$ weiss (bbFf) spaltet in rot, gelb und weiss
 gelb (Bbff) $\times$ weiss (bbFf) spaltet in rot, gelb und weiss

Die Übereinstimmung mit *Oenothera* ist schlagend. Dass also drei verschiedene Phänotypen bei ihren drei möglichen Verbindungen, phänotypisch gesehen, dieselbe Aufspaltung zeigen, ist nicht für *Oenothera* eigenartig. Der Spaltungsmodus der Kreuzungen zwischen *rubrisepala*, *pallida* und *Lamarckiana* ist also durch ein Zusammenwirken epistatischer mendelnder Faktoren prinzipiell verständlich.

Bezüglich der Kombinantenkreuzungen erübrigt es noch einige Kreuzungen zwischen *rubrisepala* und dem in den Versuchen von GATES aus der DE VRIESschen *rubrinervis* hervorgegangenen Typus *rubricalyx* zu erwähnen. Dieser Typus, der sich von *rubrinervis* scharf durch das stark purpurrot gefärbte Hypanthium, den stark rotgefärbten Stengel und die rote Unterseite der Blattnerven unterscheidet, betrachtet GATES als eine progressive Mutation im Sinne von DE VRIES, die sich von *rubrinervis* nur in einer einzigen Eigenschaft unterscheiden sollte. SHULL hat indessen schon gezeigt, dass diese Ansicht nicht richtig sein kann, weil bei der Kreuzung *rubricalyx* $\times$ *Lamarckiana* und der reziproken Verbindung die Charaktere roter Stengel und intensiv rote Knospen unabhängig spalten.

Die Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *rubricalyx* habe ich so ausgeführt, dass ich zwei *rubrisepala*-Pflanzen, und zwar dieselben, die für die oben erwähnten Kreuzungen mit *Lamarckiana* benutzt wurden (²³/₅₀ und ²⁶/₂₂) mit dem Pollen einer einzigen *rubricalyx*-Pflanze bestäubte. Samen von *rubricalyx* erhielt ich 1912 von GATES, der nach seiner Mitteilung aus unkontrollierter Bestäubung stammte. Ich zog 1912 23 Pflanzen auf, die alle *rubricalyx* waren. Sie zeigten also nicht die Spaltung in *rubricalyx* und *rubrinervis*, die GATES gewöhnlich in seinen *rubricalyx*-Reihen erhalten hat. 1912 hat er aber konstante *rubricalyx*-Reihen erhalten (67, Tabelle der Pedigree I, N:o V. 4 und nr 3 (?) links oben

in der Tabelle), und wahrscheinlich stammt mein Samen aus einer der Mutterpflanzen dieser Reihen oder aus ihren Schwesterpflanzen. Die *rubricalyx*-Pflanze, die 1913 den Pollen für die Kreuzungen *rubrisepala* $\times$ *rubricalyx* lieferte, war eine Pflanze der *rubricalyx*-Aussaats 1912, die in diesem Jahr nur Rosette bildete und erst 1913 erblühte. Mein *rubricalyx*-Material ist also gewiss von direkter Abstammung der ursprünglichen *rubricalyx*-Pflanze, was ich hier hervorhebe, weil ein grosser Teil der aufgezogenen *rubricalyx*-Reihen von GATES aus Kreuzungen mit *Lamarckiana*, *nanella* und *grandiflora* ihren Ursprung nimmt, und weil auch das Material, das SHULL bei seinen Kreuzungen benutzt hat, ohne Zweifel aus den *grandiflora* $\times$ *rubricalyx* Kreuzungen von GATES abstammt. Denn GATES' Kreuzung *grandiflora* $\times$ *rubricalyx* IV. 2 (Gates 67, Pedigree I) ist mit einer *rubricalyx*-Pflanze ausgeführt, die in ihrer Aszendenz mit *nanella* gekreuzt worden ist, und SHULL hat in der Deszendenz seiner *rubricalyx* sowohl Pflanzen mit rotfleckigen Blättern (*grandiflora*-Eigenschaft) als Zwerge (*nanella*-Eigenschaft) erhalten.

Die beiden Kreuzungen *rubrisepala* $\times$ *rubricalyx* verhielten sich bezüglich der in F_1 auftretenden Typen gleich. Ausser den beiden Elterntypen traten zwei neue hervor. Die eine war eine Doppelkombinante *rubrisepala-pallida*, die andere eine Doppelkombinante *rubricalyx-pallida*. Der »reine» *pallida*-Typus ging aber ebenso wenig wie der *Lamarckiana*-Typus aus dieser Kreuzung hervor. Diese Versuche zeigen also, dass eine Kreuzung zweier Kombinanten nicht immer *Lamarckiana* synthetisiert. In diesem Falle gehören die beiden gekreuzten Typen derselben Formen-Gruppe an, nämlich der der *rubrinervis*-Gruppe. Beiden fehlten also ein oder mehrere Faktoren, die für die Realisierung eines *Lamarckiana*-Komplexes notwendig sind.

Der *pallida*-Typus wird auch nicht »rein» aus *rubrisepala* $\times$ *rubricalyx* realisiert, sondern er tritt mit den Charakteren der Mutterpflanzen vereinigt auf. Sowohl *rubrisepala-pallida* als *rubricalyx-pallida* haben von dem *pallida*-Typus die späte Entwicklung und reiche Verzweigung, wodurch sie stark von den Elterntypen abweichen. Die Knospen der *rubrisepala-pallida* sind bedeutend blasser als die der *rubrisepala*, rotgefleckt oder rotgestreift, nicht aber ganz entfärbt, wie bei *pallida*. Sie haben dieselbe Form und Grösse wie bei *rubrisepala*. Die Knospen der *rubricalyx-pallida* zeigen die intensive Rotfärbung der *rubricalyx*, auch in bezug auf das Hypanthium, weshalb diese Doppelkombinante den Eindruck einer üppigen, spätblühenden *rubricalyx*-Form macht. Die *pallida*-Charaktere, die sich bei *rubrisepala-pallida* sowohl in den vegetativen als den floralen Teilen bemerkbar machen, sind bei *rubricalyx-pallida* nur in den vegetativen Teilen zu beobachten.

Ausser den erwähnten Typen wurde in einer der Kreuzungen noch ein sehr distinkter Typus abgespaltet. Er hatte die Färbung der Knospen der *rubrisepala*. Die Blätter hatten aber eine ganz andere Form als bei dieser, waren auffallend länger und auch etwas schmaler. Ausserdem hatte die Blattspreite diffuse, gelbe oder gelbweisse Felder, die speziell bei den unteren Blättern des Hauptstengels in die Augen fallend waren.

Oben wurde erwähnt, dass die Unterseite der Blattnerven bei *rubricalyx* rot ist. Derselbe Faktor, der die Rotfärbung des Hypanthiums bewirkt, beeinflusst also auch die Farbe der Unterseite der Blattnerven. Der oben behandelte Faktor R übt auch seine Wirkung in dem Blattnerv aus, färbt aber die Oberseite des Blattnerves rot. Bei einer weissnervigen *rubricalyx*-Pflanze ist also nur die Unterseite rot gefärbt, bei einer rotnervigen *Lamarckiana* nur die Oberseite, bei einer rotnervigen *rubricalyx* dagegen sowohl Ober-als Unterseite. Der ganze Blattnerv ist also in dem letzt erwähnten Falle rot, aber die Totalfärbung ist durch zwei ganz verschiedene Faktoren bedingt, ein Beispiel, das zeigt, wie ein scheinbar einfacher morphologischer Charakter von zwei in ihrer Wirkung einander komplettierenden Erbinheiten verursacht sein kann.

Bei dem *rubricalyx-pallida*-Typus sind die Knospen wie normale *rubricalyx*-Knospen gefärbt. Dies ist aber nicht bei der Unterseite der Blattnerven der Fall. Die Rotfärbung ist hier verändert, ist nämlich nicht mehr eine gleichmässige, rote Farbe, sondern tritt in Steifen oder Flecken auf. Ein Faktor, der in verschiedenen Organen eines Typus seine Wirkung ausübt, kann also, falls er in einen neuen Kombinationskomplex eintritt, seine Wirkung auf ein Organ wie früher ausüben, bezüglich eines anderen aber nur in modifizierter Form.

Sowohl der *rubricalyx-pallida*- als der *rubrisepala-pallida*-Typus wird je nach der An- oder Abwesenheit des Faktors R verändert. Die rotnervigen Typen sind stärker verzweigt, und die Zweige sind länger und schwächer als bei den weissnervigen Pflanzen. Die Brakteen der ersteren sind schmal und glatt, die der letzteren breit und buckelig, an dem Rande stark gezähnt. Man erhält also von den betreffenden Doppelkombinanten vier deutlich verschiedene Phänotypen, falls der Faktor R mit in dem Spiele ist.

Die Spaltung zeigte in den beiden Kreuzungen *rubrisepala* $\times$ *rubricalyx* folgende Zahlenverhältnisse für die verschiedenen Typen:

21 *rubrisepala*, 17 *rubricalyx*, 6 *rubrisepala-pallida*, 6 *rubricalyx-pallida*, 1 neue *rubrisepala*-Kombinante; 20 *rubrisepala*, 13 *rubricalyx*, 3 *rubrisepala-pallida*, 10 *rubricalyx-pallida*. Die gewonnenen Zahlen sind aber zu klein und die Deszendenzen zu gering, um als die Basis einer Diskussion des faktoriellen Verlaufs der Spaltung dienen zu können. Eine wichtige Tatsache geht indessen, wie oben schon hervorgehoben, aus den Kreuzungen hervor, nämlich dass durch eine Kreuzung der Typen *rubrisepala* und *rubricalyx* *Lamarckiana* nicht realisiert werden kann, und auch nicht die depigmentierte *pallida*.

Die Kreuzung *pallida* $\times$ *rubricalyx* ist auch ausgeführt worden. Sie enthielt 21 Pflanzen, nämlich 12 *rubricalyx*, 6 *Lamarckiana*, 2 *rubrisepala* und 1 *rubrisepala-pallida*. Diese Kreuzung ist in zwei Hinsichten interessant. Teils wird bei dieser Kreuzung *Lamarckiana* realisiert, teils entsteht als Kreuzungsnovum *rubrisepala*. *Pallida* scheint aber nicht zurückerhalten werden zu können, sondern wird durch die Doppelkombinante *rubrisepala-pallida* (wahrscheinlich auch *rubricalyx-pallida*) ersetzt.

Endlich sind noch zwei Kreuzungen der Verbindung *rubrisepala* $\times$ *dependens* zu erwähnen. Da *dependens* in ihrer Deszendenz fast nur *Lamarckiana* gibt, ist es zu erwarten, dass sie durch *Lamarckiana* auch in der Kreuzung vertreten wird. Dies war auch der Fall. In diesen Kreuzungen trat auch *pallida* auf, in einer Kreuzung auch *stricta*. Die Spaltungen waren folgende: 25 *Lamarckiana*, 25 *rubrisepala*, 16 *pallida*, 1 *stricta* und 51 *Lamarckiana*, 32 *rubrisepala*, 30 *pallida*. Auffallend ist, dass *Lamarckiana* in ebenso grossem oder sogar beträchtlich grösserem Prozentsatz als *rubrisepala* auftritt, während die letztere in den Kreuzungen *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana* den grössten Prozentsatz bildet.

Ein Überblick der Kombinantenkreuzungen ergibt folgendes Resultat. Die untersuchten *Lamarckiana*-abspaltenden Kombinant (undulata, dependens) geben bei Kreuzung mit *Lamarckiana* in F_1 entweder gar keine Pflanzen des Kombinantentypus oder jedenfalls einen nicht grösseren Prozentsatz als den, in welchem die betreffende Kombinate aus *Lamarckiana* abgespaltet wird (das »Mutationsprozent«). Dagegen scheinen diese Kreuzungen Faktorenkomplexe zu bilden, aus denen in F_1 oder F_2 gewisse andere Kombinant in grösserem Prozentsatz als die in den Kreuzungen eingehenden hervorgehen. So gehen in F_1 der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *undulata* die Typen *lata* und *rubrisepala* hervor, und in F_2 der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *dependens* der *lata*-Typus.

Von den nicht *Lamarckiana*-abspaltenden Kombinant ist nur *rubrisepala* mit *Lamarckiana* gekreuzt. In allen aufgezogenen Kreuzungen geht *rubrisepala* in grossem Prozentsatz hervor, mit einer Ausnahme sogar in einem beträchtlich grösseren als *Lamarckiana*. Diese Kreuzung spaltet einen neuen Phänotypus (den *pallida*-Typus) ab, die nie in meinen Versuchen aus geselbsteter *Lamarckiana* hervorgegangen ist, ein Beweis, dass die Differenz zwischen *rubrisepala* und *Lamarckiana* keine monohybride sein kann. Die »Erbzahlen« des *rubrisepala*-Typus schwanken sehr, die Schwankungen scheinen aber von der genotypischen Konstitution der gekreuzten Pflanzen abhängig zu sein, weil die hohen Zahlen an die Kreuzungen einer Pflanze, die niedrigen an die einer anderen gebunden sind.

Die Kreuzungen *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana*, *pallida* $\times$ *Lamarckiana* und *rubrisepala* $\times$ *pallida* ergeben alle in F_1 eine Spaltung in die drei Phänotypen *Lamarckiana*, *rubrisepala* und *pallida*, was aber durch die Annahme epistatischer Faktoren verständlich gemacht werden kann.

Bei der Kreuzung der zwei Kombinant *rubrisepala* und *rubricalyx*, die beide der *rubrinervis*-Gruppe angehören, wird in F_1 *Lamarckiana* nicht realisierbar. Kreuzt man aber *rubrisepala* mit *pallida* oder *dependens* entsteht *Lamarckiana* unter den F_1 Typen, wie in den von DE VRIES erwähnten »Mutationskreuzungen«. *Lamarckiana* wird also nicht immer als Neukombination bei der Kreuzung zweier ihren Kombinant gebildet. Ob dies geschehen kann oder nicht, hängt aber offenbar von der faktoriellen Zusammensetzung der Kombinant ab. Entbehren beide der gekreuzten Typen gewisse Eigenschaften, die für die Synthese der *Lamarckiana* notwendig sind,

wird ihr Entstehen auch verhindert. Dies trifft natürlich am leichtesten ein, wo Kombinanten derselben »Gruppe« gekreuzt werden, weil sie alle eine fundamentale Differenz gegen *Lamarckiana* zeigen. *Rubrisepala* und *rubricalyx* gehören auch derselben Gruppe, nämlich der *rubrinervis*-Gruppe an. *Rubrisepala* und *dependens* gehören dagegen ganz verschiedenen Phänotypen-Gruppen an, weshalb es auch nahe liegt anzunehmen, dass ihre Eigenschaften einander komplettieren können, also *Lamarckiana* synthetisieren.

Bei der Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *rubricalyx* wird *pallida* nicht mehr rein abgespaltet, sondern ausser den Eltern treten zwei Doppelkombinanten auf, die *pallida* Eigenschaften mit den Eigenschaften der Elterntypen kombinieren, *rubrisepala-pallida* und *rubricalyx-pallida*. Die Spaltung geht also hier so vor sich, wie bei der Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana*, nur findet sie innerhalb eines anderen Komplexes (des *rubrinervis*-Komplexes) statt, weshalb die Typen nicht mehr von den fundamentalen Eigenschaften dieses Komplexes abweichen können. In bezug auf Blütezeit und Verzweigung sind die erwähnten Doppelkombinanten *pallida*-Typen, in bezug auf die Pigmentierung der Knospen, die fundamentale Differenz der *rubrinervis*-Gruppe, gehören sie aber fortwährend dieser Gruppe an.

Es geht aus den ermittelten Tatsachen hervor, dass die »Mutationskreuzungen« kein einheitliches Resultat ergeben, also schwerlich als ein besonderer Kreuzungstypus aufgestellt werden können, wie DE VRIES behauptet und wie auch GATES meint. Durch die Annahme eines Spaltungs- und Rekombinationsprozesses ist aber ein Verständnis ihrer eigenartigen Variabilitätsverhältnisse zu erzielen.

VI. Untersuchungen zur Frage der Apogamie bei *O. Lamarckiana* und bei ihren Neukombinanten.

Da einige der *Oenothera*-Forscher (GATES, Miss LUTZ) bei der Erklärung gewisser Variabilitätserscheinungen bei zwei der Kombinanten der *O. Lamarckiana* (*lata*, *gigas*) angenommen haben, dass sie partiell apogam seien, entschloss ich mich, die Frage experimentell zu untersuchen. Es ist ja sehr einfach, theoretisch Apogamie da anzunehmen, wo man sie für seine Erklärung anwenden kann. Da es aber auch keine Schwierigkeiten bietet, der Frage experimentell näher zu treten und nur hierdurch eine sichere Lösung zu erzielen ist, habe ich während der Jahre 1913—1914 sehr viele Kastrierungen ausgeführt, um zu suchen, auf diese Weise eine Samenbildung ohne Befruchtung konstatieren zu können.

GATES hat schon 1909 über einige Versuche berichtet (45), wo er bei Kastrierung einer Anzahl der Blüten einer *lata*-Pflanze in einer Frucht drei entwickelte Samen erhalten hat, während in bezug auf die übrigen Blüten das Resultat negativ war. Auch einige Kastrierungen mit mehreren Pflanzen einer fertilen *lata*-Rasse ergaben ein negatives Resultat. GATES erwähnt leider weder die Anzahl der kastrierten Blüten noch den Zeitpunkt der Blütenentwicklung, wo die Kastrierung vorgenommen wurde. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die drei Samen der einen Frucht nur das Resultat eines Versuchsfehlers sind. Bei *lata* bersten nämlich bisweilen die Knospen an der Spitze schon 48 Stunden vor dem Öffnen der Blüten, so dass eine Narbe ganz oder teilweise unbedeckt sitzt. Die Narben der *lata* sind sehr dick und gross, weshalb sie auf die Kelchblätter einen grösseren Druck als bei den übrigen Typen der *Lamarckiana*-Serie ausüben. Dies ist auch äusserlich in der Form der Knospe erkennbar, weil sie an der Spitze stark angeschwollen ist. In extremen Fällen führt der starke Innendruck zu einer partiellen, vorzeitigen Sprengung der Knospen an der Spitze. Eine ungewollte Bestäubung kann also stattfinden, ehe die Blüte sich vollständig öffnet.

Dass nur eine kastrierte Blüte positives Resultat ergab, und sogar 3 Samen bildete, während alle anderen Kastrierungen negativ ausfielen, scheint auch für die Annahme zu sprechen, dass in dem erstgenannten Falle ein Versuchsfehler vorgelegen habe. GATES nimmt indessen als die Ursache, dass nur in einem Falle Samenansatz konstatiert wurde, an, dass in den Früchten der kastrierten Blüten sich nur

sehr wenige Samen apogam entwickeln, weshalb die Nahrungszufuhr gestört wird und die Früchte gewöhnlich abfallen.

Es ist deshalb zunächst zu untersuchen, ob die Befruchtung sehr weniger Samenanlagen in einer Frucht zur Folge hat, dass die Samen sich nicht normal entwickeln, oder dass die Früchte wie bei ausgebliebener Befruchtung frühzeitig abfallen. Durch einige Versuche, die ich im Jahre 1910 ausführte, um die Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche zu studieren, wurde auch diese Frage gelöst.

Diese Versuche wurden auf folgende Weise ausgeführt. Am Abend, wo die Blüte sich normal öffnen sollte, wurden die Narben bei einem notierten Zeitpunkt bestäubt. Nach einer bestimmten Zeitintervalle, verschieden lang bei verschiedenen Blüten, wurde die Blüte an der Basis des Hypanthiums abgeschnitten, damit auch der Griffel an seinem Ansatzpunkt am Fruchtknoten. Hatten nun die Pollenschläuche bei dem Abschneiden des Griffels den Fruchtknoten nicht erreicht, musste natürlich die Befruchtung und Samenbildung ausbleiben, falls apogame Samenentwicklung nicht stattfand. Tatsächlich zeigte es sich, dass alle Blüten, die früher als 19 Stunden bei *O. Lamarckiana* und 21 Stunden bei *gigas* abgeschnitten wurden, keinen einzigen Samen ansetzten. Nach der erwähnten Zeitintervalle trat Befruchtung ein, während der darauf folgenden Stunden aber sehr spärlich, so dass bisweilen nur ein einziger Samen pro Frucht erhalten wurde. Auch diese Früchte blieben indessen fest an der Pflanze sitzen, fielen also nicht wie die unbefruchteten und samenlosen ab. Man ist natürlich hierdurch zu dem Schlusse berechtigt, dass auch Früchte, die einen apogamen Samen entwickelt haben, fest an der Pflanze sitzen bleiben müssen, und dass die Nahrungszufuhr durch die Reduktion der Samenanzahl nicht gestört wird. Auch zeigen die Versuche, dass der Wundchok nicht die Entwicklung der Samen stört. Man kann also die erwähnte, einfachere Kastrierungsmethode ohne Schaden bei Untersuchungen über vermutete apogame Samenentwicklung bei *Oenothera* anwenden. Die störenden Einwirkungen, die GATES vermutet hatte, sind in der Wirklichkeit nicht zu konstatieren.

Bei meinen Kastrierungsversuchen wurde die erwähnte, radikalere Abschneidungsmethode in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle verwendet. Kastrierung durch Entfernung der Staubblätter in sozeitigem Knospenstadium, dass sich die Antheren noch nicht geöffnet hatten, und durch Bedeckung der Blüte mit einem Pergamentbeutel, wurde in einigen Fällen ausgeführt, gab aber kein abweichendes Resultat. Die Schnittfläche des Griffelrestes wurde in einigen Fällen reichlich polliniert, da ich auch wissen wollte, ob die Pollenschläuche hier auskeimen könnten, was ja nicht sehr wahrscheinlich war. Auch wurde ein durchaus negatives Resultat erhalten. Die für meine Kastrierungsversuche angewendete Methode darf also als vollkommen einwandfrei betrachtet werden.

Die Versuche wurden mit folgenden Typen ausgeführt: *Lamarckiana*, *gigas*, *excelsa*, *lata*, *Lamarckiana* aus *lata*-Kreuzung, *rubrisepala*, *pallida* und *biennis*. Dass ich auch *biennis* in den Kreis meiner Beobachtungen zog, beruhte darauf, dass

Mrs HAIG-THOMAS hier apogame Samenentwicklung konstatiert haben soll. Bis jetzt liegt aber, soweit mir bekannt ist, nur eine kurze Erwähnung ohne jede experimentellen Beweise vor (77 b). Dass es aber bei *O. biennis* sehr leicht ist, Versuchsfehler zu erhalten, ist ja schon aus den blütenbiologischen Verhältnissen dieser Pflanze ersichtlich. Der Griffel liegt nämlich hier zwischen den Antheren, und da diese schon 24—48 Stunden vor dem Öffnen der Blüten den Pollen entleeren, kann natürlich eine zu späte Kastrierung — falls eine Anthere einige Pollenkörner entleert hat, die leicht übersehen werden können — das Resultat ganz ver-rücken. In meinen Versuchen wurden alle abgeschnittenen Knospen sorgfältig geöffnet und durchmustert, obgleich sie natürlich so jung gewählt worden waren, dass man annehmen konnte, dass ihre Antheren sich noch nicht geöffnet hatten. Wenn auch nur ein noch so geringes Bersten einer Anthere konstatiert wurde, so wurde auch der Fruchtknoten abgeschnitten, die Blüte also für den Versuch nicht weiter verwendet.

Die Anzahl der ausgeführten Kastrierungen der Typen war die folgende:

<i>O. Lamarckiana</i>	588	Blüten
<i>gigas</i>	395	»
<i>excelsa</i>	71	»
<i>lata</i>	102	»
<i>Lamarckiana</i> aus <i>lata</i> -Kreuzungen	129	»
<i>rubrisepala</i>	63	»
<i>pallida</i>	14	»
<i>biennis</i>	456	»
Summe		1818

In keinem einzigen Falle der mehr als 1800 kastrierten Blüten wurde apogamer Samenansatz erhalten. Die Früchte der kastrierten *Lamarckiana*-Blüten wurden gelblich, schrumpften ein und fielen bald ab. Die der *gigas*-Blüten blieben gewöhnlich festsitzen, schrumpften aber zu einem vertrockneten Strang zusammen. Die *rubrisepala*-Früchte zeigten anfangs eine schwache parthenokarpe Entwicklung, bald aber fingen auch sie einzuschrumpfen an und fielen später ab.

Dass apogame Samenentwicklung bei *Oenothera Lamarckiana* und ihren Ab-spaltungsformen vorkommen sollte, wie GATES und Miss LUTZ für *gigas* und *lata* theoretisch postuliert haben, ist also nicht wahrscheinlich. Mit Apogamie als Erklärungsground der Variabilität des *gigas*-Typus zu operieren, ist also eine Theorie, die auf Vermutungen aufgebaut ist, die experimentell nicht konstatierbar sind. Man mag noch so viele zytologische Bilder für durch Apogamie verursacht halten, kann man experimentell apogam entwickelte Samen nicht erhalten, sind derartige Vermutungen ohne jeden Wert.

Noch umfangreichere Versuche zu dieser Frage sind natürlich wünschenswert. Vor allem habe ich mich aber gegen die einseitige Methode der Zytologen wenden

wollen, die ihre Beweise nur in fraglichen Präparaten suchen, wo jedoch eine sichere Lösung experimentell erhalten werden kann. Die zytologische Forschung ist ja wichtig, da wo zu der Lösung einer Frage keine andere Methode ausreicht, aber sie darf den Konnex mit der experimentellen Forschung nicht verlieren, wenn durch diese eine Lösung auf einfachere und sicherere Weise zu erhalten ist.

VII. Zusammenfassende Darstellung der Variabilitätserscheinungen bei *O. Lamarckiana* und deren Erklärung.

Aus den Prämissen, die sowohl aus den Untersuchungen über den Faktor für Rotnervigkeit als aus den Reinzüchtungsversuchen und den Kombinantenkreuzungen hervorgebracht sind, werde ich nun versuchen, ein Bild der scheinbar eigenartigen Variabilitätserscheinungen der *O. Lamarckiana* in seinen Hauptzügen zu konstruieren.

Eine besondere Eigentümlichkeit der *O. Lamarckiana* ist erstens, dass sich diese Art im Gegensatz zu allen anderen Pflanzen in einer »Mutationsperiode« befinden sollte. Wie oben ausführlicher diskutiert wurde (S. 27 u. f.) ist diese Erscheinung dadurch verständlich, dass die positiven Homozygoten nicht realisiert werden können, weshalb eine Eigenschaft auch nicht konstant, nicht »gebunden« werden kann, sondern immer die Spaltung wiederholen muss. Dass dies so in bezug auf den Faktor für Rotnervigkeit der Fall ist, ist sicher festgestellt, und da die immer sich wiederholende »Mutation«, d. h. die Abspaltung aberranter Kombinanten, zwanglos durch dieselbe Komplikation verständlich gemacht werden kann, ist nur noch zu erklären, welche weitere Komplikation die Ursache ist, dass die Kombinanten gewöhnlich in einem sehr geringen Prozentsatz abgespaltet werden.

Durch die für den weiteren Aufbau des Mendelismus so wichtigen Untersuchungen von NILSSON-EHLE über Farbfaktoren bei Weizen und Hafer sind wir mit Erscheinungen bekannt gemacht worden, bei denen ein sehr geringes Abspaltungsprozent an Rezessiven durch die Annahme morphologisch gleichsinnig wirkender Faktoren erklärt wird. Durch diese »Theorie der Polymerie« suchte ich schon in »*Oenothera* 1912« einige der Variabilitätserscheinungen bei *Oenothera* verständlich zu machen. Ich werde sie hier, unter Berücksichtigung auch des Prohibitions-Prozesses, auf den Abspaltungsvorgang der Kombinanten anwenden zu suchen.

Wir nehmen deshalb an, dass die Eigenschaften A, B, C und D jede für sich das *Lamarckiana*-Aussehen verursachen. Werden sie aber alle abgespaltet, so dass das Rezessivstadium abcd erhalten wird, entsteht ein morphologisch aberranter Typus, eine »Mutante«. Eine dergleiche, tetramere Spaltung muss so ausfallen, wie Schema I demonstriert. Die nicht realisierbaren Homozygoten sind schraffiert, die negative Homozygote ist dunkler gehalten.

SCHEMA I.
Spaltender *Lamarckiana*-Komplex AaBbCcDd.

	ABCD	ABCd	ABcD	AbCD	aBCD	ABcd	AbCd	AbcD	aBCd	aBcD	abCD	Abcd	aBcd	abCd	abcD	abcd
ABCD	ABCD ABCD	ABCD ABCd	ABCD ABcD	ABCD AbCD	ABCD aBCD	ABcd ABcd	AbCd AbCd	AbcD AbcD	aBCd aBCd	aBcD aBcD	abCD abCD	Abcd Abcd	aBcd aBcd	abCd abCd	abcD abcD	ABCD abcd
ABCd	ABCD ABCD	ABCd ABCd	ABcD ABcD	AbCD AbCD	aBCD aBCD	ABcd ABcd	AbCd AbCd	AbcD AbcD	aBCd aBCd	aBcD aBcD	abCD abCD	Abcd Abcd	aBcd aBcd	abCd abCd	ABCd abcd	ABCd abcd
ABcD	ABcd ABCD	ABcd ABCd	ABcD ABcD	AbCD AbCD	aBCD aBCD	ABcd ABcd	AbCd AbCd	AbcD AbcD	aBCd aBCd	aBcD aBcD	abCD abCD	Abcd Abcd	aBcd aBcd	abCd abCd	ABcD abcD	ABcD abcd
AbCD	ABcd ABCD	ABcd ABCd	ABcD ABcD	AbCD AbCD	aBCD aBCD	ABcd ABcd	AbCd AbCd	AbcD AbcD	aBCd aBCd	aBcD aBcD	abCD abCD	Abcd Abcd	aBcd aBcd	abCd abCd	AbCD abcD	AbCD abcd
aBCD	aBCD ABCD	aBCD ABCd	aBCD ABcD	aBCD AbCD	aBCD aBCD	aBCd ABcd	aBCd AbCd	aBCd AbcD	aBCd aBCd	aBCd aBCd	aBCd abCD	aBCd Abcd	aBCd aBcd	aBCd abCd	aBCD abcD	aBCD abcd
ABcd	ABcd ABCD	ABcd ABCd	ABcd ABcD	ABcd AbCD	ABcd aBCD	ABcd ABcd	ABcd AbCd	ABcd AbcD	ABcd aBCd	ABcd aBcD	ABcd abCD	ABcd Abcd	ABcd aBcd	ABcd abCd	ABcd abcD	ABcd abcd
AbCd	ABcd ABCD	ABcd ABCd	ABcd ABcD	ABcd AbCD	ABcd aBCD	ABcd ABcd	ABcd AbCd	ABcd AbcD	ABcd aBCd	ABcd aBcD	ABcd abCD	ABcd Abcd	ABcd aBcd	ABcd abCd	ABcd abcD	ABcd abcd
aBcd	aBCD ABCD	aBCD ABCd	aBCD ABcD	aBCD AbCD	aBCD aBCD	aBCd ABcd	aBCd AbCd	aBCd AbcD	aBCd aBCd	aBCd aBcD	aBCd abCD	aBCd Abcd	aBCd aBcd	aBCd abCd	aBCD abcD	aBCD abcd
abCD	abCD ABCD	abCD ABCd	abCD ABcD	abCD AbCD	abCD aBCD	abCD ABcd	abCD AbCd	abCD AbcD	abCD aBCd	abCD aBcD	abCD abCD	abCD Abcd	abCD aBcd	abCD abCd	abCD abcD	abCD abcd
Abcd	Abcd ABCD	Abcd ABCd	Abcd ABcD	Abcd AbCD	Abcd aBCD	Abcd ABcd	Abcd AbCd	Abcd AbcD	Abcd aBCd	Abcd aBcD	Abcd abCD	Abcd Abcd	Abcd aBcd	Abcd abCd	Abcd abcD	Abcd abcd
aBcd	aBCD ABCD	aBCD ABCd	aBCD ABcD	aBCD AbCD	aBCD aBCD	aBCd ABcd	aBCd AbCd	aBCd AbcD	aBCd aBCd	aBCd aBcD	aBCd abCD	aBCd Abcd	aBCd aBcd	aBCd abCd	aBCD abcD	aBCD abcd
abCd	abCD ABCD	abCD ABCd	abCD ABcD	abCD AbCD	abCD aBCD	abCD ABcd	abCD AbCd	abCD AbcD	abCD aBCd	abCD aBcD	abCD abCD	abCD Abcd	abCD aBcd	abCD abCd	abCD abcD	abCD abcd
abcD	abcD ABCD	abcD ABCd	abcD ABcD	abcD AbCD	abcD aBCD	abcD ABcd	abcD AbCd	abcD AbcD	abcD aBCd	abcD aBcD	abcD abCD	abcD Abcd	abcD aBcd	abcD abCd	abcD abcD	abcD abcd
abcd	abcd ABCD	abcd ABCd	abcd ABcD	abcd AbCD	abcd aBCD	abcd ABcd	abcd AbCd	abcd AbcD	abcd aBCd	abcd aBcD	abcd abCD	abcd Abcd	abcd aBcd	abcd abCd	abcd abcD	abcd abcd

Anm. bei der Korrektur. In dem Schema oben muss die Kombination Reihe 4, Nr. 8 $\frac{AbCD}{Abcd}$ sein, die der Reihe 15, Nr. 8 $\frac{abcd}{Abcd}$ sein.

Bei tetramerer Spaltung erhält man also 256 Kombinationen, von denen 175 nicht realisierbare Homozygoten sind, 81 entwicklungsfähig sind. Von den letzteren ist eine eine reine Rezessive, also eine aberrante Kombinante. Diese tritt also in 1,2 % auf. Dieser Prozentsatz einer Kombinante ist in den Kulturen der Stammbäume I, II und III (S. 72, 73) ziemlich häufig zu sehen.

Die Heterozygoten einer tetrameren Spaltung sind natürlich verschiedener genotypischer Natur. Sie bilden vier Klassen: tetramere, die die Spaltung der Mutterpflanze wiederholen und tri-, di- und monomere, die grössere Prozentsätze von der Kombinate abspalten müssen, also eine »erhöhte Mutation« zeigen werden. Die vier Klassen sind in folgender Proportion vertreten: 16 tetramere: 32 trimere: 24 dimere: 8 monomere. Das Verhältnis zwischen den Klassen wird also 2:4:3:1.

Wie nun die tri-, di- und monomeren Pflanzen »mutieren« müssen, zeigen Schemata II, III und IV.

SCHEMA II.

Spaltender *Lamarckiana*-Komplex AaBbCcdd.

	ABC	ABc	AbC	aBC	Abc	aBc	abC	abc
ABC	ABC ABC	ABC ABc	ABC AbC	ABC aBC	ABC Abc	ABC aBc	ABC abC	ABC abc
ABc	ABc ABC	ABc ABc	ABc AbC	ABc aBC	ABc Abc	ABc aBc	ABc abC	ABc abc
AbC	AbC ABC	AbC ABc	AbC AbC	AbC aBC	AbC Abc	AbC aBc	AbC abC	AbC abc
aBC	aBC ABC	aBC ABc	aBC AbC	aBC aBC	aBC Abc	aBC aBc	aBC abC	aBC abc
Abc	Abc ABC	Abc ABc	Abc AbC	Abc aBC	Abc Abc	Abc aBc	Abc abC	Abc abc
aBc	aBc ABC	aBc ABc	aBc AbC	aBc aBC	aBc Abc	aBc aBc	aBc abC	aBc abc
abC	abC ABC	abC ABc	abC AbC	abC aBC	abC Abc	abC aBc	abC abC	abC abc
abc	abc ABC	abc ABc	abc AbC	abc aBC	abc Abc	abc aBc	abc abC	abc abc

SCHEMA III.

Spaltender *Lamarckiana*-Komplex AaBbccdd.

	AB	Ab	aB	ab
AB	AB AB	AB Ab	AB aB	AB ab
Ab	Ab AB	Ab Ab	Ab aB	Ab ab
aB	aB AB	aB Ab	aB aB	aB ab
ab	ab AB	ab Ab	ab aB	ab ab

SCHEMA IV.

Spaltender *Lamarckiana*-Komplex Aabbccdd.

	A	a
A	A A	A a
a	a A	a a

Die trimere Spaltung ergibt auf 64 Kombinationen 37, die in einem Faktor mindestens homozygot sind, also nicht realisierbar sind. Von den anderen 27 ist eine rein rezessiv, also eine neue Phänotypen-Kombinate. Das »Mutationsprozent« ist also 3,7 %. Es wird folglich so stark gesteigert, dass eine trimere Reihe einen ebenso grossen Prozentsatz einer einzigen Kombinate ergeben muss wie das ganze Durchschnittsprozent aller »Mutanten« in den DE VRIESschen Kulturen.

Bei dimerer Spaltung erhält man 16 Kombinationen, von denen 7 nicht realisierbar sind. Von den restierenden 9 ist eine rezessiv. Das »Mutationsprozent« wird also 11,1.

Noch mehr »mutabel« werden die monomeren Reihen. Hier erhalten wir nur 4 Kombinationen; die eine ist homozygot, also nicht realisierbar, zwei heterozygot und eine rezessiv. Die aberrante Kombinate muss also in dem Prozentsatz 33,3 % hervorgehen.

Diese Annahme führt also zu der Konsequenz, dass »das Mutationsprozent« bei fortgesetzter Reinzüchtung einer Pflanze in einigen Reihen gesteigert werden muss. Sehen wir nun zu, inwieweit diese Forderung durch die experimentellen Versuche bestätigt wird.

Von meinen drei Hauptkulturen (Stammbäume I, II und III, S. 72, 73) stammen I und II aus Kreuzungen, III aber aus Selbstbefruchtung einer Pflanze her. Es ist daher zu erwarten, dass in der letzt erwähnten Kultur engere Komplexe von Eigenschaften, also stärker »mutable« Reihen, erhalten werden müssen als in den erst erwähnten, speziell weil die Reinzüchtung im Stammbaum III durch drei Generationen fortgesetzt ist. Es verhält sich tatsächlich so. Die Reihen der Stammbäume I und II zeigen durchschnittlich sowohl ein niedrigeres Durchschnittsprozent aller Kombinantanten als ein niedrigeres Prozent der einzelnen Kombinantanten als die des Stammbaumes III. Nur in den Reihen des letzteren Stammbaumes ist also die Auflösung der polymeren Komplexe so weit gediehen, dass man die erwarteten hohen Prozentsätze einer gewissen Kombinantante findet.

Die D₂-Reihe 34—13 des betreffenden Stammbaumes spaltet auf 159 Individuen 3 *stricta*-Kombinantanten ab, also 1,9 %. Die Spaltung nähert sich also dem tetrameren Kombinantantenprozent 1,2. Aus dieser Deszendenz sind 6 Reihen aufgezogen. Zwei dieser D₃-Reihen zeigen nun tatsächlich Prozentsätze der *stricta*-Kombinantante, die sich der erwarteten trimeren Spaltung nähern, nämlich die Reihe 45—14, die *stricta* in 2,3 % und 53—14, die *stricta* in 3,1 % abspaltet. Andere Zahlenverhältnisse, die sich einer trimeren Spaltung nähern, findet man in derselben Kultur bezüglich des *dependens*-Typus, nämlich in den D₂-Reihen 35—13 und 4—14, wo dieser Typus in 2,1, respektiv 3,1 % abgespaltet wird. Das Abspaltungsprozent einer Kombinantante ist in den erwähnten Reihen ungefähr so gross wie das ganze Durchschnittsprozent aller »Mutanten« in den Kulturen von DE VRIES.

Es fragt sich nun, ob auch Zahlenverhältnisse erhalten worden sind, die sich einer dimeren Spaltung nähern. Tatsächlich finden wir in der D₂-Reihe 1—14 (Stammbaum III) eine Abspaltung von *rubrisepala*, die 12,5 % beträgt. Bei dimerer Spaltung war 11,1 % zu erwarten. In dem Stammbaum II findet man in der D₂-Reihe 16—14 eine Abspaltung von *lata* in 15,8 % und von *dependens* in 10,5 %. Alle diese Zahlenverhältnisse nähern sich dem für eine dimere Spaltung erwarteten.

Wenn man bedenkt, dass die Versuche bis jetzt nur durch zwei oder drei Generationen fortgesetzt sind und schon ein Kombinantantenprozent erhalten worden ist, das auf dimere Spaltung deutet, ist es auch zu vermuten, dass eine monohybride Abspaltung der Kombinantanten erzielt werden kann, wenn man die Versuche hauptsächlich auf »hochmutable« Reihen einrichtet. In Reihen von *gigas* und *Lamarchiana* × *biennis* habe ich tatsächlich Prozentsätze der Kombinantanten gefunden, die auf monomere Spaltungsverhältnisse deuten. So wurde in

der *gigas*-Reihe 40—13 34,5 % und in 130—14 22,2 % *gigas-nanella* abgespaltet; in der *Lamarckiana* × *biennis*-Reihe 110—14 wurde 35 % *rubrisepala* abgespaltet.

Die Reinzüchtungsversuche zeigen also, dass man, das Abspaltungsprozent der Kombinantanten beträchtlich steigern kann. Man erhält »hochmutable« Reihen, was mit der Annahme polymerer Komplexe, die in ihre einfacheren Komponenten aufgelöst werden, gut übereinstimmt. Man erhält sogar monomer spaltende Reihen, wo also »die Mutation« mit monohybrider Mendelspaltung zusammenfällt, wo also die identische Natur der beiden Prozesse klar demonstriert wird.

Da ich hier von Polymerie gesprochen habe, will ich auch etwas näher auseinandersetzen, was ich in das Wort hineinlege. Ich bin nicht der Meinung, dass die Faktoren eines Komplexes, z. B. A, B, C, D, in ihrer Wirkung ganz ähnlich sind. Was ich hervorheben will ist also nur, dass die Abwesenheit eines oder einiger der Faktoren den *Lamarckiana*-Typus höchstens quantitativ, also nicht wesentlich morphologisch verändert. Die sichtbare Veränderung tritt erst ein, wenn alle positiven Faktoren einer polymeren Serie abgespaltet worden sind, wenn also das Rezessivstadium erreicht ist. Die Faktoren sind also, um die Terminologie von SHULL zu verwenden, *plural*, nicht aber *duplicate* (120, S. 120) oder polymer, nicht aber homomer, in dem Sinne, den JOHANNSEN in diese Begriffe einlegt (90, S. 560).⁴

Da das durchschnittliche Abspaltungsprozent der »häufigeren« Kombinantanten Tetramerie, das der selteneren also eine noch höhere Polymerie voraussetzt, und da weiter die Zahl der aberranten Kombinantanten beträchtlich höher ist, als DE VRIES angenommen hat, wird die Anzahl der Faktoren, die bei den Spaltungen der *O. Lamarckiana* beteiligt sind, sehr hoch. Bedenkt man aber, dass die Spaltung und Rekombination, die zu den neuen Phänotypen führt, sich auf fast alle Organe und Teile der Pflanze bezieht, also in die ganze Konstitution der Pflanze eingreift, ist es ja nicht weiter wunderbar, dass auch viele Faktoren mit im Spiele sind.

Es scheint indessen nicht ausgeschlossen, dass die Verhältnisse faktoriell einfacher erklärt werden können. Ich möchte deshalb noch zwei Erklärungsmöglichkeiten des geringen Prozentsatzes, in dem die Kombinantanten gewöhnlich hervorgehen, in aller Kürze streifen. Beide basieren auf einer Annahme von Reduplikation.

Es wäre erstens möglich, dass wir mit Repulsionsphänomenen zu tun hätten. Gesetzt den Fall, dass bei der Bildung einer Kombinantante zwei Faktoren, A und B, die eine Repulsion 1 AB:3 Ab:3 aB:1 ab zeigten, beteiligt waren, so wurden von den 64 Kombinationen 31 homozygot, also nicht realisierbar, 33 entwicklungsfähig. Von den letzteren wurde eine negativ homozygot, ergab also einen neuen Phänotypus. Das Kombinantantenprozent wurde also 3,08 %. Verliefe die Repulsion

nach dem Schema 1 : 7 : 7 : 1, erhielt man 256 Kombinationen : 127 nicht realisierbare Homozygoten, 128 Heterozygoten und eine negative Homozygote, also das Kombinantenprozent 0,77. Gegen diese Erklärung spricht aber, dass man bei der Repulsion 1 : 3 : 3 : 1 von den 32 *Lamarckiana*-Heterozygoten 12 erhalten würde, die nur in einem Faktor heterozygot waren, wonach also die Spaltung in der Nachkommenschaft monohybrid ausfallen musste. Ein Drittel der *Lamarckiana*-Individuen einer Nachkommenschaft, die eine Kombinate in nur 3,3 % abgespaltet hat, muss diese Kombinate in 33,3 % abspalten. Ebenso muss bei der Repulsion 1 : 7 : 7 : 1 das Kombinantenprozent 0,77 bei einem Viertel der Nachkommen in 33,3 % übergehen. Das trifft aber in den Versuchen nicht zu, weshalb auch diese Erklärung unwahrscheinlich ist.

Eine andere Art von Reduplikation habe ich aber schon oben für den Faktor für Rotnervigkeit angenommen, nämlich eine Reduplikation des einen Gliedes eines allelomorphen Paares (monofaktorielle Reduplikation). Hierdurch erhielten wir in bezug auf die Spaltung der Rotnervigkeit für die negativen Homozygoten (die Weissnervigen) ein Abspaltungsprozent, das sehr an das Kombinantenprozent erinnert, indem die Weissnervigen in einigen Fällen einen sehr geringen Prozentsatz bildeten. Mit dieser Annahme wäre es also möglich, den Unterschied zwischen *Lamarckiana* und Kombinate auf eine einzige Differenz zu reduzieren. Da aber die Gesetze dieser Erscheinung noch nicht klargelegt sind, kann eine dergleiche Erklärungsmöglichkeit augenblicklich nur angedeutet, nicht aber näher diskutiert werden.

Die Annahme polymerer Faktoren als Ursache des geringen Prozentsatzes der abgespalteten Kombinant ist wohl die, die gegenwärtig die beste Erklärung gibt. Wir müssen dann mehrere polymere Komplexe annehmen, wo die Abspaltung innerhalb jedes Komplexes zu einer bestimmten Phänotypen-Kombinate führt. Der Komplex ABCD spaltet die Kombinate abcd ab. Ist dies Stadium erreicht, tritt auch ein neuer Phänotypus in Erscheinung, unabhängig davon, ob positive Faktoren anderer Komplexe anwesend sind. Ebenso spaltet der Komplex EFGH den neuen Phänotypus efgh ab, unabhängig davon, ob gleichzeitig positive Faktoren des Komplexes ABCD anwesend sind. Hieraus folgt, dass die Kombinant genotypisch sehr verschieden konstituiert sein können. Die Kombinate abcd kann also z. B. einen oder mehrere der Faktoren E, F, G oder H oder die anderer Komplexe, z. B. W, X, Y, Z enthalten. Hierin liegt auch die Erklärung, dass die Kombinant unter sich gekreuzt *Lamarckiana* synthetisieren können. Denn wird z. B. abcdE mit CDefgh gekreuzt, müssen natürlich die Kombinationen abCD, abCd, abcd und Efgh gebildet werden, die alle *Lamarckiana*-Aussehen geben, weil positive Faktoren in den rezessiven Komplexen eingeführt werden. Auch muss die Kombination abcdefgh gebildet werden, also eine Doppelkombinate. Das trifft auch in den »Mutationskreuzungen« von DE VRIES zu. *Lamarckiana* braucht aber nicht immer bei der Kreuzung zweier Kombinant gebildet zu werden, was ich auch für die Kreuzung *rubrisepala* × *rubricalyx* gezeigt habe (S. 96). Diese Kombinant unterscheiden sich beide in bezug auf gewisse Eigenschaften von *Lamarckiana*;

sie gehören derselben Gruppe, nämlich der *rubrinervis*-Gruppe an. Angenommen, dass allen Kombinanten der *rubrinervis*-Gruppe gemeinsam ist, dass sie sich von *Lamarckiana* durch die Abwesenheit der Faktoren M und N unterscheiden (also mn sind), so kann ja bei ihrer Kreuzung nie MN gebildet werden, also *Lamarckiana* auch nicht synthetisiert werden.

Es entsteht nun die Frage, ob auch die Resultate der Kreuzungen *Lamarckiana* × Kombinate sich mit der Annahme der Polymerie vereinbaren lassen. Schon in »*Oenothera* 1912« (S. 200—204) habe ich eine auf Polymerie basierte Erklärung der »Mutationskreuzungen« zu geben versucht. In den diesbezüglichen Versuchen von DE VRIES wurde wie in der Mehrzahl der meinigen immer Spaltung in F_1 erhalten, und die »Erbzahlen«, d.h. die Prozentsätze der Kombinant, waren schwankend. Ich suchte dies so zu erklären, dass die Rezessivkombination mit *Lamarckiana*-Pflanzen verschiedener polymerer Konstitution gekreuzt wurde, was wechselnde Zahlenverhältnisse ergeben musste.

Aa × aa	musste im Verhältnis 1 : 1 aufspalten			
AaBb × aabb	»	»	3 : 1	»
AaBbCc × aabbcc	»	»	7 : 1	»
AaBbCcDd × aabbccdd	»	»	15 : 1	»

In den Kreuzungen von den obigen vier Verbindungen muss eine Schwankung der »Erbzahlen« zwischen 50—6,7 % eintreten, was DE VRIES tatsächlich auch für die Kreuzungen der *O. Lamarckiana* mit *lata* und *nanella* gefunden hat (die »Erbzahlen« schwankten zwischen 2—55 %). Ich fasste meine Erörterungen über die Möglichkeit einer derartigen Erklärung folgendermassen zusammen (S. 204): »Meine Annahmen erklären also wohl die Pleiotypie in F_1 und auch wie die Schwankungen möglich sind, nicht aber die Regelmässigkeit der Pleiotypie«. ¹ »Denn sobald bei der Kreuzung ein Individuum angewandt wird, welches in bezug auf nur eine einzige der positiven Einheiten homozygotisch ist, so muss in F_1 lauter *Lamarckiana* erhalten werden.« Nach dem Konstatieren, dass die positiven Homozygoten nicht realisierbar sind, liegt ja aber auch die regelmässige Spaltung in F_1 ganz klar.

Dass die Kombinant in den Kreuzungen mit *Lamarckiana* durchschnittlich in grösserem Prozentsatz als bei Selbstbestäubung von *Lamarckiana* auftreten ist ja vollkommen verständlich, weil die Kombinantenkreuzungen Rückkreuzungen sind, weil also alle verschiedenen *Lamarckiana*-Gameten statt unter sich mit rezessiv-Gameten gepaart werden (vgl. »*Oenothera* 1912«, S. 202). Durchschnittlich trifft dies zu, aber anderseits muss das Verhältnis in extremen Fällen auch umgekehrt werden können. Wenn das monohybride Stadium aus einem polymeren Komplex erhalten worden ist, bekommt man eine *Lamarckiana*, die bei Selbstbestäubung einen grösseren Prozentsatz einer Kombinate als den einer Kombinantenkreuzung, die mit einer tri- oder tetrameren *Lamarckiana* ausgeführt worden ist, ergibt.

¹ Von mir in »*Oenothera* 1912 gesperrt.

Eine wichtige Frage ist, wie sich die *Lamarckiana*-Pflanzen aus Kreuzung verhalten. Auch sie müssen die Spaltung wiederholen, aber natürlich verschieden für die verschiedenen konstituierten Pflanzen. Einige müssen ein Abspaltungsprozent der Kombinate zeigen, das nicht grösser als das »Mutationsprozent« ist, andere müssen »hochmutabel« sein. DE VRIES hat die Nachkommenschaft von 21 *Lamarckiana*-Pflanzen aus Kreuzungen untersucht; da er aber auch hier nicht die verschiedenen Deszendenzen gesondert gehalten hat, sondern das Gesamtprozent mehrerer Deszendenzen der Kreuzungen anführt, ist nicht zu entscheiden, wie sich die verschiedenen Pflanzen gespalten haben.

Von *Lamarckiana* aus Kombinantenkreuzungen habe ich bis jetzt nur 13 Pflanzen untersucht, nämlich 4 der Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana*, 6 aus *Lamarckiana* $\times$ *undulata*, 2 aus *lata* $\times$ *Lamarckiana* und 1 aus *Lamarckiana* $\times$ *dependens*. Die *Lamarckiana*-Pflanzen der *rubrisepala*- und *lata*-Kreuzungen ergaben keine Pflanzen der betreffenden Typen, waren also »konstant«. Von den *Lamarckiana* $\times$ *undulata*-Reihen ergab eine ungefähr 1 % *undulata*. Die *Lamarckiana* $\times$ *dependens*-Reihe ergab 14,3 % *dependens*, da aber die Reihe nur 7 Pflanzen enthielt, ist natürlich das Prozent unsicher. Die bis jetzt gemachten Versuche sind zu unvollständig, um die Frage klären zu können. Erst fortgesetzte Versuche können die Klärung bringen. Wichtig ist es, eine grössere Anzahl von *Lamarckiana*-Pflanzen derselben Kreuzung und speciell die der Kreuzungen mit hoher »Erbzahl« zu untersuchen.

Ich habe in der obigen Darstellung die Kombinantten als Rezessiv-Formen betrachtet. Dies kann natürlich nur für die Kombinantten gelten, die nicht *Lamarckiana* abspalten. Die inkonstanten Kombinantten dagegen müssen natürlich als Heterozygoten aufgefasst werden. Auch ein bestimmtes Heterozygotenstadium kann also mit Phänotypenänderung verbunden sein.

Es scheint mir, als ob für die Erklärung der Erbliehkeitsverhältnisse der inkonstanten Kombinantten die besonders wichtigen Versuche von DE VRIES über Heterogamie herangezogen werden könnten. Er hat diese Erscheinung erst bei den »älteren« Arten (*biennis*, *muricata*, *cruciata*) gefunden. O. *Lamarckiana* betrachtet er aber als völlig homogam (148, S. 32). Eine der Kombinantten, nämlich *scintillans*, hat sich aber als heterogam gezeigt, indem die *scintillans*-Eigenschaften nur in den Eizellen, nicht aber in den Pollenzellen zu finden sind. Das zeigt sich darin, dass die reziproken Kreuzungen ein sehr verschiedenes Resultat ergeben. Die Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *scintillans* gibt in der Nachkommenschaft nur *Lamarckiana*, während *scintillans* $\times$ *Lamarckiana* die beiden Eltern abspaltet. Es ist nun interessant, dass gerade *scintillans* eine »inkonstante« Kombinante ist, die immer *Lamarckiana* abspaltet. Es ist aber klar, dass eine dergleiche heterogame Kombinante sich bei Selbstbefruchtung wie eine »Mutationskreuzung« verhalten muss. Wenn nur in den Eizellen das Rezessivstadium, in den Pollenzellen aber nur die Heterozygotenstadien eines polymeren Komplexes realisiert werden können, so muss der *scintillans*-Typus ebenso wie eine

Kombinanten-Kreuzung immer *Lamarckiana* abspalten — denn Selbstbestäubung wird ja bei dieser eigentümlichen Lokalisierung der Faktoren tatsächlich eine Kreuzung — aber in verschiedenem Prozentsatz je nach dem Grade der Polymerie der ♂-Gameten. Tatsächlich ist auch der Prozentsatz an *scintillans* in der Nachkommenschaft verschiedener Pflanzen sehr verschieden. Innerhalb desselben Typus findet also eine Kreuzung zwischen verschiedene Eigenschaften enthaltenden Ei- und Pollenzellen statt. Der *scintillans*-Typus kann also nur in den Eizellen das Rezessivstadium erreichen, wird deshalb auch nie konstant. Der Phänotypus wird trotzdem verändert.

Meine Kreuzungen zwischen *Lamarckiana* und anderen inkonstanten Kombinanten, nämlich *Lamarckiana* × *undulata* und *Lamarckiana* × *dependens* verhalten sich tatsächlich wie die erwähnten *scintillans*-Kreuzungen von DE VRIES. Von der erst erwähnten Kreuzung wurden 244 Pflanzen aufgezogen, und unter ihnen war nur eine einzige mit *undulata*-Typus. Dass also *undulata* in dem Pollen heterozygote polymere Eigenschaften wie *Lamarckiana* enthält, ebenso wie *scintillans*, ist sehr wahrscheinlich. Dass eine *undulata* abgespaltet wurde, ist ja nicht merkwürdig, weil ja die Kombination der Eigenschaften so stattfinden muss, wie bei Kreuzung zweier *Lamarckiana*-Pflanzen. Es kann also eintreffen, dass das Rezessivstadium in einigen Gameten wirklich realisiert werden kann, wodurch das Hervortreten des *undulata*-Typus hervorgerufen wird. — Die Kreuzung *Lamarckiana* × *dependens* ist zweimal ausgeführt worden. Die eine F₁ erhielt 67 Individuen, unter denen kein einziges *dependens* war, die andere 29 Individuen, unter ihnen eine *dependens*. Der Pollen der *dependens* verhält sich danach sicher so wie bei *scintillans* und *undulata*.

Dass die Inkonstanz einiger Kombinanten der *O. Lamarckiana* darin liegt, dass sie heterogam sind, scheint mir also sehr wahrscheinlich. Die Verschiedenheit der Erbliehkeitsverhältnisse der konstanten und inkonstanten Kombinanten ist also darin zu suchen, dass die ersteren homogam sind die letzteren heterogam. Wir haben also bei den inkonstanten Kombinanten noch mit einer Komplikation zu rechnen. Auch diese ist indessen nicht nur für *Oenothera* eigentümlich, sondern sie ist auch von Miss SAUNDERS in bezug auf die Eigenschaft der gefüllten Blüten bei *Matthiola* konstatiert.

Die Heterogamie bei den inkonstanten Kombinanten scheint mir darin zu bestehen, dass die Ei- und Pollenzellen eine oder mehrere Eigenschaften in Absence-, respektiv Presence-Stadium enthalten, nicht also darin, dass sie ganz verschiedene Eigenschaften enthalten, wie DE VRIES für die Heterogamie bei *O. biennis* und den anderen »älteren« Arten annimmt. Bei *Matthiola* ist auch die Heterogamie durch einen Presence-Absence-Unterschied verursacht, aber ganz entgegengesetzt dem Verhalten bei *Oenothera* enthalten die Pollenzellen die Eigenschaften in Absence-, die Eizellen dieselben in Presence-Stadium.

Da die Frage oben schon diskutiert worden ist, ob die Eigenschaften der verschiedenen Phänotypen einander in epistatischer Weise beeinflussen können, möchte ich hier die diesbezüglichen Fakta zusammenfassen. Schon aus den Reinkulturen scheint hervorzugehen, dass der *gigas*-Komplex auf andere Komplexe, speziell den *rubrinervis*-Komplex, hemmend wirkt (S. 75). Bei den Kreuzungen zwischen *Lamarckiana*, *rubrisepala* und *pallida* traten Spaltungen ein, die durch das Zusammenwirken epistatischer Faktoren verständlich gemacht werden konnten.

Weiter spalten gewisse Kombinantentypen andere Kombinantentypen ab. Das frappanteste Beispiel erwähnt DE VRIES in bezug auf den *sublinearis*-Typus, der *lata*, *nanella*, *oblonga*, *albida*, *subovata* und *gigas* (*semigigas*) gibt. Einen nicht weniger reichen Typenkreis gibt der in meinen Kulturen erhaltene *stricta*-Typus, der *curta*, *rubrisepala*, *dependens*, *lata*, *nanella*, *albida* und noch einen Typus abgespaltet hat. Weiter ist der *scintillans*-Typus zu erwähnen, der *oblonga*, *lata* und *nanella* regelmässig abspaltet. Da diese Spaltungen immer nur nach einer bestimmten Richtung verlaufen, nie aber umgekehrt, deuten sie offenbar darauf hin, dass gewisse Faktoren oder Faktorenkomplexe epistatisch über andere sind, was ja zu einer Komplikation der Spaltungsverhältnisse nicht unwesentlich beitragen kann.

In »*Oenothera* 1912« habe ich die Vermutung ausgesprochen, dass man durch fortgesetzte Reinkultur innerhalb von *O. Lamarckiana* nicht nur Reihen, die »hochmutabel« waren, sondern auch solche, die ihre Mutabilität ganz und gar einstellen mussten, erzielen konnte, wenn die positiv homozygoten Stadien in bezug auf alle Eigenschaften, die in ihren Rezessivstadien die Neukombinantentypen konstituieren, erreicht wurden. Es ist ja aber deutlich, dass diese Voraussetzung wenigstens für die Mehrzahl der Eigenschaften der *O. Lamarckiana* nicht zutrifft, denn sie verhalten sich offenbar in derselben Weise wie der Faktor für Rotnervigkeit: sie sind als positive Homozygoten nicht realisierbar.

Gewisse Eigenschaften verhalten sich aber offenbar normal, sind folglich auch im positiven Homozygotenstadium zu erhalten, weshalb es auch möglich ist, die »Mutabilität« der *O. Lamarckiana* in bezug auf die rezessiven Abspaltungsformen dieser Eigenschaften ganz und gar zu verhindern. Den Beweis hierfür hat tatsächlich schon DE VRIES selbst geliefert, indem er gezeigt hat, dass die Kombinantentypen *brevistylis* und *laevifolia* nie in seinen umfassenden Kulturen aufgetreten sind. Es ist deshalb sicher, dass die neun Pflanzen, die den Ausgangspunkt seiner Kulturen bildeten, in bezug auf die positiven Eigenschaften, die erst in ihren negativen Stadien den *brevistylis*- und *laevifolia*-Typus hervortreten lassen, homozygot und also konstant gewesen sind. Auch in den Kulturen von MAC DOUGAL und SCHOUTEN wie in den meinigen sind diese Formen nie hervorgegangen.

Auf dem Felde bei Hilversum traten sie indessen auf, und SCHOUTEN fand unter 100 Rosetten, die er von Hilversum in seine Versuche aufnahm, eine *brevistylis*-Pflanze (118, S. 40). Unter Rosetten, die er aus Santpoort genommen hatte, erhielt er auch eine *laevifolia*-Kombinante. Dass aber die betreffenden Typen in wild-

wachsenden Beständen zu finden sind, ist ja nicht weiter eigentümlich. Denn *O. Lamarckiana* ist eine typisch allogame Pflanze, und *brevistylis* kann sich also hier durch immer wiederholte Kreuzung mit *Lamarckiana* halten. Wäre freie Kreuzung ausgeschlossen, verschwände gewiss *brevistylis* bald, weil sie fast ganz selbststeril ist. Auch bei Kreuzung mit *Lamarckiana* setzt sie nur spärlich Samen an, weshalb *brevistylis* auch in freiwachsenden Beständen relativ selten und in nicht mehr als ungefähr 1 % zu finden ist. Es ist dann auch keine grosse Aussicht vorhanden, auf 9 Pflanzen eine *brevistylis*-Heterozygote anzutreffen.

Von grösstem Interesse ist nun, dass *brevistylis* bei Kreuzung mit *O. Lamarckiana* einfache Mendelspaltung zeigt. Dies hat DE VRIES sowohl durch Kreuzung der beiden Typen wie durch Rückkreuzung des Bastards mit *brevistylis* gezeigt (130, S. 151, 157, 178—179). Hier, wo also keine zygotische Komplikation vorliegt, vorläuft auch die Spaltung ganz normal.

Die beiden Tatsachen, dass der *brevistylis*-Typus nicht aus *O. Lamarckiana* »mutieren kann, und dass er bei Kreuzung mit ihr einfache Mendelspaltung zeigt, stehen also in voller Übereinstimmung mit einander und zeigen, dass auch das positive Homozygotenstadium in bezug auf die *brevistylis*-Eigenschaft realisiert werden kann.

Der Unterschied zwischen den »retrogressiven« und den »degressiven« oder »progressiven Mutanten« von DE VRIES liegt also darin, dass die Eigenschaften, die die ersteren konstituieren, auch in positivem Homozygotenstadium realisierbar sind, während dies bei den beiden letzteren Gruppen nicht der Fall ist. In seinen ersten Arbeiten (129, 137) bezeichnete DE VRIES nur *brevistylis* und *laevifolia* als »retrogressiv«, später rechnet er auch *rubrinervis* und *nanella* zu dieser Gruppe. *Laevifolia* wird in der »Mutationstheorie« als retrogressiv betrachtet, später (147) als degressiv. *Gigas*, *rubrinervis*, *oblonga* und *albida* werden alle in »Arten und Varietäten« (S. 346) als progressiv bezeichnet, während später (147, 148) nur *gigas* als eine progressive Art bezeichnet wird. Die Gruppierung hat also DE VRIES Schwierigkeiten geboten, und dies offenbar dadurch, dass ihm ein leitendes Prinzip gefehlt hat. Es scheint mir nun, als ob folgende Gruppierung nach den verschiedenen Komplikationen der Spaltung gemacht werden könnte.

1. Rezessiv-Kombinanten, deren Eigenschaften auch in positivem Homozygotenstadium realisierbar sind, die »normal« mendeln und deren Hervorgehen aus *Lamarckiana* bei Reinzüchtung verhindert werden kann (*brevistylis*, *laevifolia*).
2. Rezessiv-Kombinanten, die stetig aus einer *Lamarckiana*-Reihe, in der sie einmal aufgetreten sind, abgespaltet werden, weil die positiven Homozygoten nicht gebildet werden können. Sie sind in der Hinsicht konstant, dass sie nicht mehr *Lamarckiana* realisieren können, und werden in meist geringen Prozentsätzen abgespaltet, die an polymere Spaltung er-

innern (*rubrinervis*, *rubricalyx*, *rubrisepala*, *curta*, *crispa*, *flavescens*, *nanella*, *leptocarpa*, *obscura*, *oblonga*, *albida*).

3. Heterogame Kombinanten, die nur in den ♀-Gameten rezessiv sind, in den ♂-Gameten aber stetig heterozygot sind. Sie sind deshalb bei Selbstbestäubung inkonstant, d. h. sie spalten immer *Lamarckiana* ab. Wie die Kombinanten der Gruppe 2 gehen sie auch stetig aus *Lamarckiana* hervor. (*scintillans*, *dependens*, *undulata*, *lata*, *semilata*, *stricta*, *longepetiolata*, *elliptica*, *sublinearis*.)
 4. Positive Kumulations-Kombinanten, die im Homozygotenstadium wenigstens teilweise realisierbar sind, so dass sie nicht *Lamarckiana* abspalten können (*gigas*, *excelsa*, *gigantea*).
-

VIII. Kritik anderer Ansichten über die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana*.

Die von DE VRIES in der »Mutationstheorie« vertretene Ansicht, dass *O. Lamarckiana* eine Art sei, die mehrere neue, progressive Arten bilde, ist absolut nicht mehr aufrecht zu halten. Später hat er auch selbst seine Ansichten bedeutend modifiziert, indem er nunmehr (147, 148) nur *gigas*¹ als eine progressive Art betrachtet, während die Entstehung aller anderen »Mutanten« nur auf Aktivität oder Latenz bei *Lamarckiana* in labilem Zustand vorhandener Pangene beruhen sollte.

Aber auch in dieser modifizierten Form ist seine Theorie nicht befriedigend. Denn man erhält ja keine Erklärung der Hauptfrage: Was bewirkt den Übergang aus dem labilen in den inaktiven oder aktiven Zustand? Und seine Theorie der Labilität ist weiter vollkommen widerlegt, da es sich experimentell gezeigt hat, dass die Labilität nur als der Ausdruck eines stetigen Heterozygotenstadiums mendelnder Eigenschaften betrachtet werden muss. Hierdurch erhalten wir also eine Erklärung sowohl für die »Labilität« der Pangene wie für ihren sonst unbegreiflichen »Zustandswechsel.«

PLATE gibt in seinem »Selektionsprinzip« (S. 348—446) eine sehr ausführliche Kritik der »Mutationstheorie« von DE VRIES, wo er mehrere Inkonsistenzen seiner Auffassung aufweist. Als er aber das Problem der Variation erklären soll, scheint es mir, als ob er eine Erklärung machte, die von der oben referierten Ansicht von DE VRIES nicht wesentlich verschieden ist. Er meint nämlich, dass bei dem Auftreten der »Mutationen« ein Valenswechsel der Gene oder Genenkomplexe von *O. Lamarckiana* »aus irgend einem Grunde« (S. 433) stattfindet. Sowohl DE VRIES' als PLATES Auffassungen setzen also voraus, dass der Aktivitätszustand der Gene verändert wird, aber warum dies geschieht, darauf gibt weder die eine noch die andere Ansicht eine Antwort.

Ein Erklärungsversuch, der wenigstens als prinzipiell bedeutungsvoll betrachtet werden muss, hat schon vor einigen Jahren (1910) LECLERC DU SABLON gemacht. Seine Erklärung basiert auf zwei Voraussetzungen, die in meinen Experimenten

¹ Die Erblichkeitverhältnisse der Reisen-Typen werden unten (S. 118 u. f.) bei der Kritik der Auffassung von GATES besprochen.

tatsächlich konstatiert worden sind, nämlich Reduplikation und Ausbleiben der Bildung der homozygoten Kombinationen. Das Schema der Variabilitätsvorgänge, das er mit der Annahme nur dreier Faktoren unter den oben erwähnten Voraussetzungen konstruiert, gibt aber von dem Verlauf der Variabilität ein gar zu einfaches Bild. Sowohl mehrere Faktoren als mehrere Komplikationen sind bei *O. Lamarckiana*, wie oben angeführt, mit in dem Spiele, und andererseits ist es unwahrscheinlich, dass die Reduplikation von der Art der Koppelung mehrerer Faktoren, wie LECLERC DU SABLON annimmt, ist. Als ein theoretischer Versuch, einige der Unregelmässigkeiten der Variabilität der *O. Lamarckiana* auf MENDELScher Basis zu erklären, ist seine Diskussion von grösstem Interesse.

Die Auffassung, dass die »Mutation« der *O. Lamarckiana* eine Variabilitätserscheinung *sui generis* ist, wird von SHULL, GATES, STOMPS und BARTLETT vertreten.

SHULL vertritt eine reine *ignorabimus*-Auffassung, wozu er dadurch geführt worden ist, dass »in the enormous mass of genetic data already recorded for the *Oenotheras*, there is but here and there a situation which bears more than a remote resemblance to a Mendelian behavior, and in these cases the observed phenomena usually present only a more or less misshapen caricature of the beautiful regularity of procedure which has such far-reaching applicability among many other groups of organisms« (119, S. 98); und in einer anderen Abhandlung sagt er: »Attempts to interpret the genetic behavior of the *Oenotheras* on a Mendelian basis or to apply experiences with *Oenotheras* to other groups in which Mendelian inheritance has been demonstrated, is still premature« (120, S. 142).

Da also SHULL keine positive Ansicht vertritt, kann ich natürlich die Diskussion nicht weiter fortsetzen, nur darauf hinweisen, dass noch nicht völlig analysierte und tatsächlich auf vielen Komplikationen beruhende Zahlenverhältnisse noch gar nicht beweisen, dass sie nicht mendelistisch sind, was ja wohl SHULL selbst in bezug auf *Lychnis*, *Capsella* und *Phaseolus*, wo er viele »Regellosigkeiten« aufgeklärt hat, willig zugibt. Betreffend SHULLS Ansicht, dass es nicht möglich ist, die Erbliehkeitsverhältnisse der *O. Lamarckiana* mit denen anderer Pflanzenarten in Einklang zu bringen, hoffe ich, dass meine Resultate der Untersuchungen der Rotnervigkeit diese Auffassung als kaum mehr berechtigt darstehen lassen.

GATES hat eine Theorie der »Mutabilität« der *O. Lamarckiana* auf zytologischen Grund aufgebaut, die ich schon in »*Oenothera* 1912« näher diskutiert habe (S. 211—213). Seitdem hat GATES viele Versuche vorgenommen, sowohl experimentelle als zytologische, um zu zeigen, dass Unregelmässigkeiten bei der Distribution der Chromosomen die Ursache der »Mutabilität« seien. Da seine experimentellen Versuche, die den Beweis einer nicht mendelschen Variabilität bei *Oenothera* zeigen sollten, sehr planlos mit Artkreuzungen zwischen *O. grandiflora* und *rubricalyx*, in denen ausserdem *nanella* eingekreuzt worden ist (vgl. auch. S. 49) vorgenommen sind, kann man gar nicht sagen, dass er seine Schlussfolgerungen auf reine Prämissen zu basieren versucht hat, weshalb ich sie auch nicht diskutieren brauche.

Ich möchte statt dessen seine zytologische Erklärung der Variabilität der *O. Lamarckiana* erörtern. Ich nehme diese Diskussion desto lieber auf, als GATES mir den Vorwurf gemacht hat, dass ich die zytologische Seite der Frage nicht berücksichtigt habe. Das ist nicht ganz richtig, denn ich habe die damals gefundene Differenz, nämlich die tetraploide Chromosomenzahl des *gigas*-Typus, diskutiert, obgleich ich nicht den Ansichten von GATES beistimmen konnte, wie ich es auch jetzt nicht kann.

Da unter den vielen Aberrantentypen der *O. Lamarckiana* nur zwei, nämlich *gigas* und *lata* in bezug auf die Chromosomenzahl abweichen, kann die Zahl der Chromosomen bei den übrigen nicht die Ursache der Typenveränderung sein. GATES meint deshalb, dass bei den meiotischen Teilungen die qualitativ differenten Chromosomen abnorm distribuiert werden, so dass eine Tochterzelle, statt von jedem Paar ein Chromosom zu erhalten, zwei Chromosomen eines Paares und von einem anderen Paar nichts erhält, weshalb die aus dieser Keimzelle entstandene Pflanze auch nicht die Eigenschaften, die in dem fehlenden Chromosom lokalisiert waren, entwickeln kann. Ganz abgesehen davon, dass es nicht als sichergestellt betrachtet werden kann, dass die Chromosomen überhaupt qualitativ different sind, ist die GATESsche Annahme auch in anderen Hinsichten fraglich.

Die Methode von GATES, die Unregelmässigkeiten durch zytologische Bilder zu demonstrieren, muss als höchst unsicher betrachtet werden. Denn wie leicht ist es, in einem zytologischen Präparat Unregelmässigkeiten zu konstatieren! Solche kann man gewiss auch bei Pflanzen, die normale MENDELSpaltung zeigen, ohne weiteres, da wo man will, herauslesen. Eine Schwierigkeit der zytologischen Forschung ist ja, dass man nicht, wie bei der experimentellen, eine unregelmässige Chromosomenzahl in der »Nachkommenschaft« einer Zelle verfolgen kann, also nicht den Wert der Abweichung konstatieren kann. Könnte man die nächste Teilung, »die Nachkommenschaft«, verfolgen, würde es sich vielleicht zeigen, dass diese ganz normal ausfiele, dass also das abweichende Bild der Mutterzelle nur eine »Modifikation« infolge der Fixierung, des Schneidens oder anderer Umstände wäre.

Angenommen indessen, dass die von GATES postulierten Unregelmässigkeiten wirklich stattfinden, scheint mir seine Erklärung jedoch auf Schwierigkeiten zu stossen. Wie sind nämlich die inkonstanten Mutanten zu erklären? Sie geben *Lamarckiana* zurück, obgleich sie ja einmal ein Chromosom ausgetauscht haben und also nicht mehr die normale Chromosomenzahl, die erst *Lamarckiana* bedingt, wiederherstellen können! Weshalb wird weiter in gewissen Kreuzungen, z. B. bei der Kreuzung *rubrisepala* $\times$ *Lamarckiana*, mit der Sicherheit eines chemischen Experimentes ein neuer Phänotypus (der *pallida*-Typus) gebildet? Weshalb erhalten wir mehr neue Phänotypen als die Zahl der Chromosomen? Und weshalb haben gewisse Reihen der *O. Lamarckiana* die Tendenz, Chromosomen auszutauschen oder zu verlieren, während andere die Tendenz haben, die Chromosomenzahl zu verdoppeln (Riesentypen zu bilden). Das alles sind Tatsachen, die mit der Annahme der Spaltung und Rekombination genotypischer Differenzen innerhalb von *O. La-*

marckiana verständlich sind, nicht aber unter den zytologischen Gesichtspunkten von GATES.

Ich erwähnte, dass für ein paar der Phänotypen, nämlich *gigas* und später auch *lata*, andere Chromosomenzahlen als bei *O. Lamarkiana* gefunden worden sind. Aber auch in diesem Falle scheint die Veränderung der Chromosomenzahl gar nicht ausreichend zu sein, um die Variabilitäterscheinungen dieser Typen zu erklären. Sowohl *lata* und *semilata* als eine neue, *lata*-ähnliche Form, und intermediäre Formen zwischen *lata* und *semilata*, sind von GATES und Miss NESTA THOMAS untersucht worden, aber alle haben dieselbe abweichende Chromosomenzahl (15); die Differenz zwischen den Typen innerhalb der *lata*-Gruppe ist also nicht aus der Chromosomenzahl zu erklären. Und dasselbe gilt für den *gigas*-Typus. DE VRIES hat 2 *gigas*-Typen gefunden, GATES einen neuen. Miss LUTZ hat in ihren Kulturen drei neue Riesentypen erhalten, von denen aber vielleicht die Form 5589 mit *excelsa* und DE VRIES' *semi-gigas* identisch ist, und in den Nachkommenschaften dieser Typen, die von SHULL aufgezogen worden sind, ist ungefähr ein Dutzend neuer Formen mit Rieseneigenschaften gefunden. In meinen Kulturen von *O. Lamarkiana* sind sowohl graduelle als partielle Riesentypen aufgetreten, zusammen 9 Typen (S. 60), und in den Nachkommenschaften eines dieser Typen sind noch 6 Riesentypen aufgetreten (vgl. S. 80 u. f.). Der *gigas*-Typus von DE VRIES ist sehr variabel und gibt eine Menge neuer Formen (wie ich in »*Oenothera* 1912« näher beschrieben habe), die kaum als reine Phänovarianten betrachtet werden können. Um diese Variation zu erklären, haben Miss LUTZ und GATES angenommen, dass die erwähnten Riesenformen verschiedene zwischen der diploiden und tetraploiden Zahl intermediäre Chromosomenzahlen haben. Bis jetzt sind aber nur die Zahl 21 (also die genau intermediäre, die bei einer Vereinigung einer diploiden mit einer haploiden Gamete zu Stande kommen muss), die in mehreren Fällen von STOMPS und Miss LUTZ festgestellt worden ist, und 22, die Miss LUTZ in einer ihrer Riesenformen gefunden hat, mit Sicherheit konstatiert. Diese Erklärung scheitert übrigens an der Tatsache, dass wir, wie aus der obigen Übersicht der Riesentypen hervorgeht, mehr Typen als mögliche Chromosomenzahlen haben. Miss LUTZ sucht durch die Annahme von Apogamie noch Chromosomenzahlen, die höher als 28 sind, hervor zu konstruieren. Solange aber Apogamie experimentell bei *gigas* nicht nachgewiesen ist, ist ja eine dergleiche Annahme sehr fraglich.

Alle Versuche, die Variabilität der *O. Lamarkiana* auf zytologischer Basis zu erklären, kränkeln an dem Fehler, dass sie die Mehrzahl der Differenzen zwischen den Typen oder innerhalb der Typen gar nicht erklären können. Denn wo wir dieselbe Chromosomenzahl, aber jedoch Typendifferenz haben, wie es in der Regel ist, versagt ja die zytologische Erklärung völlig. Die Vermutung liegt deshalb auf der Hand, dass die abweichenden Chromosomenzahlen, wo sie tatsächlich konstatiert worden sind (*gigas*, *lata*), gar nicht die primäre Ursache der Veränderung des betreffenden Typus sind, sondern rein sekundär, wie eine Folgeerscheinung der genotypischen Beschaffenheit der Pflanze entstehen.

Die Chromosomenzahl wäre also ebensogut als genotypisch bedingt zu betrachten wie die eigentümliche Buckeligkeit der Blätter des *lata*-Typus oder wie die grossen Knospen und Blätter des *gigas*-Typus. Sobald ein gewisser Komplex von Eigenschaften realisiert worden ist, muss auch eine Veränderung der Chromosomenzahl darauf folgen. Die Chromosomenzahl dirigiert also nicht den Typus, wohl aber der Genotypus die Chromosomenzahl.

Es fragt sich nun, ob Beweise für eine derartige Ansicht gegeben werden können! Erstens ist ausdrücklich zu betonen, dass die *lata*-und *gigas*-Typen in ihrem Entstehen von den anderen Typen, deren Chromosomenzahl nicht verändert ist, durchaus nicht abweichen. Die Veränderung der Chromosomenzahl ist also ein ebenso regelmässiger Prozess wie der, der zu der Bildung der anderen, in bezug auf die Chromosomenzahl nicht abweichenden Typen führt. Es liegt also nahe, in beiden Fällen auch dieselbe Ursache anzunehmen, nämlich genotypische Rekombination.

In den experimentellen Versuchen hat sich gezeigt, dass gewisse Nachkommenschaften Riesentypen produzieren können, andere aber nicht. Man kann also die Riesen-»Mutation« dirigieren, was ja schlecht mit einer Theorie der »Störungen« zusammenpasst, wohl aber mit der Annahme genotypischer Rekombination.

Weiter liegen Versuche von GEERTS vor, die später durch STOMPS bestätigt sind (122), die zeigen, dass der Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana*, der in F₁ 21 Chromosomen hat, in F₂ (GEERTS) und F₄ und F₅ (STOMPS) 14 Chromosomen wie *Lamarckiana* hat, weil, wie GEERTS auch gefunden hat, bei der Reduktionsteilung des F₁-Bastards die 7 ungepaarten Chromosomen zu Grunde gehen und nur die übrigen Paarung und Separierung unterzogen werden. Diese Bastarde der F₂ und der folgenden Generationen haben jedoch *gigas*-Typus, obgleich sie nicht mehr die tetraploide Chromosomenzahl der *gigas* haben, sondern die diploide der *Lamarckiana*. Die verdoppelte Chromosomenzahl kann also nach diesen Untersuchungen, wie GEERTS hervorgehoben hat, nicht als die Ursache des Entstehens des *gigas*-Typus betrachtet werden.

Miss LUTZ hat indessen die Resultate von GEERTS und STOMPS nicht bestätigen können. Sie untersuchte 12 Pflanzen der F₂ von *lata* $\times$ *gigas* und *Lamarckiana* $\times$ *gigas* und fand bei einigen hohe, bei anderen niedrige Chromosomenzahlen, aber in keinem Falle war eine niedrige Chromosomenzahl mit *gigas*-Aussehen der Pflanze verbunden. Dieses Resultat braucht aber gar nicht als mit dem von GEERTS und STOMPS unvereinbar betrachtet zu werden. Es zeigt nur, dass eine Spaltung auch in bezug auf die *gigas*-Charaktere stattfindet, so dass auch Pflanzen erhalten werden, die nicht mehr *gigas*-Aussehen haben. Dass aber diese Pflanzen auch nicht *gigas*-Chromosomenzahl haben ist ja zu erwarten. Das Resultat ist übrigens in der Hinsicht sehr interessant, dass es zeigt, dass der Bastard *Lamarckiana* $\times$ *gigas* nicht konstant ist, wie DE VRIES behauptet hat, sondern Pflanzen abspaltet, die nicht mehr *gigas*-Aussehen haben. Nur in einem Punkte stimmen die Versuche von Miss LUTZ nicht mit denen der anderen Forscher überein, nämlich darin, dass sie

in F_2 auch noch Pflanzen gefunden hat, die eine »hohe« Chromosomenzahl haben. Man erhält also in F_2 wenigstens drei Klassen von Pflanzen: 1) Pflanzen mit *gigas*-Aussehen und hoher Chromosomenzahl; 2) Pflanzen mit *gigas*-Aussehen, aber Chromosomenzahl von *Lamarckiana*; 3) Pflanzen, die nicht mehr *gigas*-Aussehen und eine niedrige Chromosomenzahl haben.

GATES hat auch einen Beitrag zu der Frage des Verhaltens des Bastards *Lamarckiana* $\times$ *gigas* geliefert. In F_1 erhielt er 40 Pflanzen, die alle mit *Lamarckiana* identisch waren (65, S. 137—138). Auch zwei F_2 -Reihen waren typische *Lamarckiana*. Die F_1 -Pflanzen enthielten auch 14 Chromosomen wie *Lamarckiana*. Im Gegensatz zu allen anderen Kreuzungen, die mit diesen Typen ausgeführt sind, war also von *gigas* nichts zu sehen, weder in dem Aussehen der Pflanzen noch in der Chromosomenzahl. GATES sucht das Resultat so zu erklären, dass alle Pollenkörner der *gigas*-Pflanze infolge Unregelmässigkeiten bei den meiotischen Teilungen nur 7 Chromosomen wie *Lamarckiana* hatten. Also ein völliges Übergehen aller Pollenkörner der *gigas* in *Lamarckiana*! Die gewiss richtige und einfache Erklärung dieses merkwürdigen Resultats deutet aber GATES an als er sagt (S. 138): »Of course there is the bare possibility that the wrong capsule was collected from the *Lamarckiana* plant in the original cross.»

Die zytologischen Tatsachen, die in bezug auf *gigas* konstatiert worden sind, stimmen also nicht mit der Annahme überein, dass die Verdoppelung der Chromosomenzahl des *gigas*-Typus die primäre und die einzige Ursache der Habitusänderung sein sollte. Ausser GATES sind auch alle Forscher, die sich mit dem Typus befasst haben (DE VRIES, STOMPS, MISS LUTZ) darin einig, dass die verdoppelte Chromosomenzahl nicht alle Eigenschaften des Typus erklären können.

Schon in »*Oenothera* 1912« habe ich die Ansicht vertreten, dass »der *gigas*-Typus durch eine Plus-Addition von quantitativen und kumulativen Einheiten entstanden ist, welche erst in den verschiedenen Organen *gigas*-Eigenschaften, aber nicht den *gigas*-Habitus aufbauen.¹ Wenn dann diese Plus-Komplexe zufällig zusammentreffen, so entsteht die Habitusveränderung, die Mutante. Der *gigas*-Typus wäre also als eine extreme und zusammenge-

¹ An einer anderen Stelle in »*Oenothera* 1912« habe ich dies so ausgedrückt, dass ich, wie GATES auch zitiert, gesagt habe, dass »innerhalb der verschiedenen Teile der Pflanze Reihen von selbständig spaltenden Einheiten vorliegen.« GATES meint, dass diese Annahme mit DARWINS Pangenesis-Hypothese verwandt ist. Dies ist aber nicht der Fall. Denn vollständig zitiert heisst es an der betreffenden Stelle: »Endlich zeigt das Studium dieser quantitativen Differenzen in den verschiedenen Teilen der Pflanze, dass die Kumulation keine einfache Häufung von in allen Teilen der Pflanze korrelativ wirkenden* Grösseneinheiten ist, sondern dass innerhalb der verschiedenen Teile der Pflanze Reihen von selbständig spaltenden quantitativen Einheiten vorliegen (= wirken). Ich meine also, wie aus dem ersten Teil des Satzes hervorgeht, dass die Einheiten nur in einem gewissen Organ wirken, aber durchaus nicht, dass sie auch hier lokalisiert sind.

* Die gesperrten Wörter sind jetzt gesperrt worden.

setzte Plus-Kombination von Faktoren für Grösse und Form zu betrachten» (S. 180).

GATES macht gegen diese Ansicht den Einwand, dass sie mit den faktisch konstatierten Variabilitätsverhältnissen des *gigas*-Typus nicht übereinstimmt, denn »all the intermediate and aberrant types which appear in the *offspring* of *gigas* should appear rather in the same family with *gigas* itself, which is not the case» (65, S. 141). Da meine Kulturen 1911 nicht sehr umfassend waren, hatte ich damals auch nur zwei Zwischenstufen zwischen *Lamarckiana* und *gigas* erhalten. Augenblicklich habe ich aber aus *O. Lamarckiana* 9 verschiedene Riesen-Typen erhalten (S. 60), von denen einige in **allen** Organen Rieseneigenschaften aufzeigen, aber in verschiedener Stärke (graduelle Riesentypen), andere aber **nur in gewissen** Organen riesenartig sind (partielle Riesentypen). Beide Arten von Riesenformen waren ja auch nach meiner Auffassung des *gigas*-Typus zu erwarten. Meine fortgesetzten Versuche haben also meine Ansicht über die Natur des *gigas*-Typus weiter bestätigt.

Dass der *gigas*-Typus von DE VRIES sehr variabel ist, ist nicht eigentümlich, weil er den bis jetzt gefundenen höchsten Kumulationsgrad bezeichnet. Die grosse quantitative Variation dieses Typus hängt aber gewiss nicht nur davon ab, dass er möglicherweise bei der grossen Anzahl der konstituierenden Faktoren kaum als ganz homozygot realisiert worden ist (»*Oenothera* 1912», S. 179), sondern sie ist auch, und vielleicht in noch höherem Grade, so zu erklären, dass der *gigas*-Typus gleichsam eine neue Grundlage ist, auf der sich derselbe Variabilitätsprozess wie der innerhalb von *O. Lamarckiana* wiederholt (ebenda, S. 178), aber mit dem Unterschied, dass innerhalb von *gigas* auch die kryptomeren¹ Kombinationsstadien der übrigen »Mutanten«, die bei *O. Lamarckiana* nicht sichtbar werden, morphologisch markiert sind. Das Zusammenwirken auch anderer als der Riesen-Faktoren wird also in *gigas* sichtbar, was die Variabilität bedeutend erhöhen muss. Tatsächlich werden auch die extremen Doppelkombinanten (*gigas* + eine andere Kombinante der *O. Lamarckiana*) in der Nachkommenschaft von *gigas* gefunden (»*Oenothera* 1912», S. 172—177). Auch das Faktum, dass der *gigas*-Typus sehr variabel ist, ist also unter den angeführten Gesichtspunkten, für die ich in »*Oenothera* 1912« experimentelle Belege hervorgebracht habe, erklärlich.

Der Verdoppelung der Chromosomenzahl kann also durchaus nicht die Variabilitätserscheinungen der Riesen-Formen erklären, wie GATES angenommen hat, während ein Verständnis der verwickelten Verhältnisse durch die Annahme der Rekombination mendelnder, kumulativer Faktoren erreicht wird.

Der Wahrscheinlichkeitswert einer dergleichen Erklärung wird noch dadurch erhöht, dass wir innerhalb einer ganz anderen Pflanzengattung, nämlich *Primula*,

¹ Der Begriff Kryptomerie scheint mir in der Fassung, die ihr TSCHERMAK neulich (127) näher präzisiert hat (»Besitz solcher reaktionsfähigen Faktoren, die sich äusserlich nicht verraten«), sehr anwendbar. Sie ersetzt sehr gut das vieldeutige und leicht zu Missverständnissen führende Wort »Latenz«, das wohl nur durch einen neuen Terminus zu verdrängen ist.

nach den in den letzten Jahren gemachten Untersuchungen von KEEBLE, GREGORY und Miss DIGBY mit ganz ähnlichen Variabilitätserscheinungen wie die der *gigas* bekannt gemacht worden sind.

Die von GREGORY und KEEBLE untersuchten Riesen-Formen gehörten *Primula sinensis* an. Sie unterschieden sich von normalen Formen durch die auffallende Grösse aller Organen sowie die der Zellen. KEEBLE hat die Erbliehkeitsverhältnisse gewisser Riesenformen untersucht und dabei gefunden, dass sie bei Kreuzung mit normalen Pflanzen trihybride Spaltung zeigten. Die Chromosomenzahl ist von GREGORY bei mehreren Formen untersucht. Er fand, dass einige der Riesen-Primeln dieselbe Chromosomenzahl wie die der nicht riesenartigen Pflanzen hatten (x-Zahl 12, 2 x-Zahl 24), während andere eine verdoppelte Chromosomenzahl zeigten (x-Zahl 24, 2 x-Zahl 48). Es zeigte sich also, dass die Verdoppelung der Chromosomenzahl für die Bildung eines Riesen-Typus keine notwendige Bedingung ist. Die diploiden und tetraploiden Riesen-Typen waren nur dadurch zu unterscheiden, dass die tetraploiden mit normalen Pflanzen gekreuzt steril waren, die diploiden aber fertil.

Das Entstehen der Riesen-Primeln ist auch von grösstem Interesse. In einigen Fällen entstanden sie in Pedigree-Kulturen und gingen hier »plötzlich« hervor, gerade wie der *gigas*-Typus (KEEBLE 94, S. 166—167), in anderen Fällen wurden sie aus Kreuzungen in mendelschen Zahlenverhältnissen abgespaltet. (KEEBLE 94, S. 180). Auch *semi-gigas*-Formen wurden von KEEBLE erhalten, die heterozygotisch waren und Spaltung zeigten. — In den Versuchen von GREGORY wurden zwei nicht riesenartige Pflanzen reziprok gekreuzt. Die eine Kreuzungsverbindung spaltete in F_2 normal, Riesenformen wurden nicht erhalten; die reziproke Kreuzung aber ergab in F_2 vier Pflanzen, die alle Reisentypen waren (wie die F_1 aussah, erwähnt GREGORY nicht). Der Riesentypus wurde also hier durch Kreuzung synthetisiert.

Miss DIGBY hat bei Experimenten mit anderen *Primula*-Arten eine Synthese des *gigas*-Typus in F_1 erzielt. Bei der Kreuzung von *P. verticillata* $\times$ *floribunda isabellina* erhielt sie eine Form, die früher unter dem Namen *P. kewensis farinosa* bekannt ist. Die F_1 hatte ebenso wie die erwähnte Form die x-Chromosomenzahl 18 und die 2x-Zahl 36, während die Eltern die x-Zahl 9, und die 2x-Zahl 18 haben. Die reziproke Kreuzung, also *P. floribunda* $\times$ *verticillata* ergibt in F_1 eine *kewensis*-Form, die im Gegensatz zu *kewensis farinosa* steril ist und keine Verdoppelung der Chromosomenzahl zeigt¹.

Auch zu dem von mir bei *Oenothera* gefundenen Verhalten, dass die Riesen-eigenschaften durch die Kumulation der »Faktoren für Grösse« wie eine neue Grundlage für die Variabilitätserscheinungen der Pflanzenart werden (also einen neuen Reaktionskomplex mit anderen Faktoren bilden), hat GREGORY bei seinen tetraploiden *Primula*-Typen konstatieren können. Charaktere, die sonst distinkt dis-

¹ Da die reziproken Kreuzungen sowohl in den Versuchen von GREGORY als Miss DIGBY verschieden ausfallen, scheint es, als ob bei *Primula* ebenso wie bei *Oenothera* gewisse Eigenschaften heterogam wären.

kontinuierlich sind, wie Palmen- und Farnenform der Blätter, wurden bei den Riesen-Primeln in intermediären Gradationen erhalten (vergleiche bei dem *gigantea*-Typus der *Oenothera* die Weiss- und Rotnervigkeit [S. 13] und bei *gigas* die intermediären Formen zwischen *gigas* und den anderen »Mutanten« der *O. Lamarckiana* [»*Oenothera* 1912«, S. 172—177]). Weiter wurde die Spaltung von Faktoren, die sonst monohybrid spalten, dihybrid oder trihybrid, was eine vollkommen parallele Erscheinung zu dem Verhalten des Faktors für Rotnervigkeit bei dem *gigantea*-Typus im Gegensatz zu dem bei *O. Lamarckiana* bildet (S. 30 u. f.).

Die bei *Primula* gefundene Riesen-Variabilität zeigt also so viele Übereinstimmung mit der Riesen-Variabilität der *O. Lamarckiana*, dass nicht bezweifelt werden kann, dass wir innerhalb der beiden Gattungen mit ganz ähnlichen Erscheinungen zu tun haben. Der einzige Unterschied ist, dass die faktorielle Zusammensetzung der Riesen-typen von *Primula*, wenigstens in einigen Fällen, weniger kompliziert als bei *Oenothera* zu sein scheint, weshalb die Konstitution der Riesen-Primeln leichter auf MENDELSche Rekombinationsverhältnisse zurückgeführt werden konnte.

Nach den vorgeführten Tatsachen kann kaum bezweifelt werden, dass ein zytologischer Erklärungsversuch der Variabilität der *O. Lamarckiana* gar nicht so einfach ist, wie es GATES gedacht hat und wie es theoretisch denkbar ist. Sogar für die Typen, die jedoch beweislich eine veränderte Chromosomenzahl haben, führt es zu vielen Schwierigkeiten und Widersprüchen, die Ursache des Entstehens dieser Typen nur in der veränderten Chromosomenzahl zu suchen. Zwanglos fügt sich aber die Veränderung der Chromosomenzahl einer Erklärung, die eine genotypische Veränderung durch Neukombination als die primäre Ursache sowohl der Habitusänderung als gleichzeitig auch der Chromosomenzahl annimmt. Auch ist das Auftreten gradueller und partieller Riesentypen nur unter der Annahme eines Rekombinationsprozesses verständlich.

Für die Ansicht, dass die Variabilität der *O. Lamarckiana* nicht auf Spaltungen beruhen kann, hat sich auch STOMPS ausgesprochen und Beweise hervorzubringen versucht. Er hat bei *O. biennis* sowohl *semi-gigas*- als *nanella*-Typen erhalten, die parallele Formen zu den betreffenden »Mutanten« der *O. Lamarckiana* bilden. Da nun *O. biennis* eine Art ist, der bis jetzt keine Bastardnatur zugeschrieben worden ist, meint STOMPS, dass es nicht möglich sei, die aus ihr entstandenen »Mutanten«, also auch nicht die parallelen Formen der *O. Lamarckiana*, als Bastardkombinationen zu betrachten. Er schliesst daraus, dass die Mutabilität der *O. Lamarckiana* älter als die Art ist. Dem letzten Punkt kann ich beistimmen, nicht aber dem ersten. Denn um beweisen zu können, dass die neuen Phänotypen der *O. Lamarckiana* nicht Neukombinanten sein können, muss STOMPS zuerst feststellen, dass wir innerhalb von *O. Lamarckiana* keine Differenzen haben. Der Gegensatz ist aber schon bewiesen, und also ist das Argument von STOMPS entkräftigt.

BARTLETT hat auch den Wahrscheinlichkeitswert der Mutationstheorie dadurch zu erhöhen versucht, dass er ähnliche Variabilitätserscheinungen wie die der *O.*

Lamarckiana bei anderen *Oenothera*-Arten aufzufinden gesucht hat. Tatsächlich hat er bei zwei Arten, die er *pratincta* und *Reynoldsii* nennt, eine Abspaltung neuer Phänotypen konstatieren können (4, 5). Diese Resultate bestätigen also die von DE VRIES in der Hinsicht, dass sie, wie die von STOMPS, zeigen, dass aberrante Phänotypen bei *Oenothera*-Arten auftreten können. Daran zweifelt wohl auch niemand. Aber ebenso klar ist ja auch, dass sie nur zu der Kenntnis der Verbreitung der »Mutationserscheinung« beitragen, aber durchaus nicht zu ihrer Erklärung. In der Hinsicht, dass sie ähnliche Variabilitätserscheinungen wie die der *O. Lamarckiana* bei anderen Arten feststellen, sind sie aber sehr interessant. Es ist ja dann sehr wahrscheinlich, dass die genotypischen Komplikationen, die bei *O. Lamarckiana* konstatiert sind, bei der ganzen Gattung *Oenothera* zu finden sind.

Bei *O. Reynoldsii* hat BARTLETT »mutation *en masse*«, wie er es ausdrückt, gefunden. Einige Individuen dieser Art haben einen aberranten Zwergtypus, *debilis*, in 60–80 % abgespaltet, während andere keine Spaltung gezeigt haben. Ein so hohes »Mutationsprozent« treibt ja die Mutationsverstellung *in absurdum*. BARTLETT konstatiert selbst auch, dass »the mutation *en masse* bears a certain degree of resemblance to Mendelian segregation«. Tatsächlich wird natürlich die Übereinstimmung der »Mutation« mit der MENDELSpaltung sogleich auffallender, wenn man »hoch-mutable« Deszendenzen erhalten hat. Denn nichts hat so viel zu der Vorstellung der Eigenart der »Mutation« bei *O. Lamarckiana* als das niedrige »Mutationsprozent« beigetragen.

Um eine Basis für die Auffassung der »Mutanten« der *O. Lamarckiana* als Neukombinanten zu schaffen, ist es, wie ich in »*Oenothera* 1912« scharf betonte, (S. 94 u. 214) nicht notwendig, die Art als Bastard zwischen zwei anderen jetzt bekannten Arten aufzufassen. Es genügt, falls man zeigen kann, dass *O. Lamarckiana* keine isogene Elementarart ist, sondern dass wir innerhalb der Art Differenzpunkte haben. Ich hob indessen auch hervor (S. 215), dass es bedeutungsvoll war, die Art von einer Kreuzung ableiten zu können, weil man dadurch die einfachste Erklärung ihrer Differenzpunkte erhielt.

Ich wies in »*Oenothera* 1912« auch darauf hin, dass durch die Versuche von DAVIS, eine *Lamarckiana*-ähnliche Form bei Kreuzung von *O. biennis* und *O. grandiflora* hervorzustellen, das Resultat gezeitigt worden war, dass Eigenschaften, die weder das eine noch das andere der Eltern hatten, die aber bei *O. Lamarckiana* zu finden sind, bei den F_1 -Pflanzen synthetisiert wurden. Die verschiedenen *Lamarckiana*-Eigenschaften waren indessen auf verschiedenen Pflanzen distribuiert; eine »habituelle« *Lamarckiana* wurde also nicht erhalten. Die Versuche sind augenblicklich bis zu F_3 fortgesetzt, aber keine Form, die als *Lamarckiana* diagnostiziert werden könnte, ist erhalten worden, obgleich einzelne Individuen in mehreren Hinsichten *Lamarckiana*-ähnlich gewesen sind. Die betreffenden Kreuzungsversuche haben indessen in anderer Hinsicht ein interessantes Resultat ergeben. Es wurden nämlich in den F_2 - und F_3 -Reihen aberrante Formen abgespaltet, die an die »Mutanten« von *Lamarckiana* erinnerten. So wurden in einigen Nachkommenschaften

nanella-ähnliche Typen abgespaltet, die aber in den verschiedenen Nachkommenschaften ein etwas verschiedenes Aussehen hatten. Bei Selbstbestäubung waren sie konstant. Auch wurde ein durch stark buckelige Blätter abweichender Typus erhalten, der nach der Abbildung zu beurteilen *lata*-ähnlich war. Weiter trat ein sehr schmalblättriges Individuum auf, das also an den *elliptica*-Typus erinnerte. In den Nachkommenschaften der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *grandiflora* werden also durch Neukombination aberrante Typen erhalten, die an die »Mutanten« der *O. Lamarckiana* erinnern. Durch diese Kreuzung erhält man also nicht nur Phänotypen, die an *O. Lamarckiana* erinnern, sondern man löst auch die »Mutationsercheinung« der *O. Lamarckiana* aus. Diese Versuche erhärten also offenbar noch mehr die Auffassung, dass die »Mutation« der *O. Lamarckiana* das Resultat des Zusammenwirkens mendelnder Faktoren innerhalb des *Lamarckiana*-Typus sind.

Das Ziel meiner Versuche und Diskussionen in dieser Abhandlung ist das gewesen, erstens zu zeigen, dass bei *O. Lamarckiana* eine Spaltung und Rekombination der Eigenschaften stattfindet, und zweitens auch verständlich zu machen, welche Komplikationen die scheinbare Regellosigkeit der Variabilität, und weiter hin die Abweichung der Spaltungszahlen von den einfachen MENDELSchen Verhältnissen, verursachen. Das Problem der *Oenothera* ladet ja noch zu einer Diskussion der Fragen über Artbildung und Evolution ungesucht ein. Auf diese werde ich aber hier nicht näher eingehen. Für die Theorie von LORSY, dass durch Rekombination neue Arten gebildet werden, wird indessen *Oenothera* sogar für die, die einen grossen habituellen Effekt wünschen, ein um so schlagender Beweis, als die Neukombinanten, zufolge der nur quantitativen Variabilität der Stammart und der diffusen Wirkung ihrer Gene, als habituell verschiedene Phänotypen hervortreten, die also sogar die Forderungen an eine »systematisch« neue Art befriedigen. Gerade diese Tatsachen sind es wohl auch, die veranlasst haben, dass sich DE VRIES niemals von dem systematischen Artbegriff vollkommen losgelöst hat, sondern immer einen fundamentalen Unterschied zwischen Art und Varietät gesehen hat.



Literatur.

(Nebst den in dieser Abhandlung zitierten Arbeiten habe ich hier auch eine Zusammenstellung der experimentellen *Oenotheraliteratur* gemacht. Ein ausführlicheres Literaturverzeichnis über die Mutationstheorie habe ich in »*Oenothera 1912*« geliefert).

1. ANDREWS, F. M. Twin hybrids (*laeta* and *velutina*) and their anatomical distinctions. — Bot. Gazette **50** (1910). S. 193—201.
2. BAILEY, CH. De Lamarck's evening primrose [*Oenothera Lamarckiana*] on the sandhills of St. Anne's-on-the-See, North Lancashire. — Adress ann. meet. Manchester Field Club. 1907. 28 S., 6 Taf.
3. BARTLETT, H. H. Mutation en masse. — Americ. Naturalist **49** (1915), S. 129—139.
4. —, Additional evidence of mutation in *Oenothera*. — Bot. Gazette **59** (1915), S. 81—123.
5. BATESON, W. Mendel's principles of heredity. Cambridge 1911.
6. —, Problems of genetics. New Haven 1913.
7. —, and PUNNETT, R. C. Reports to the Evolution Committee of the Roy. Soc. Rep. IV. 1908. (Partial gametic coupling). S. 10—16.
8. — — —, On gametic series involving reduplication of certain terms. — Journ. of Genetics **1** (1911), S. 293—302. 1 Taf.
9. BAUR, E. Untersuchungen über die Erbliehkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. — Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **25** (1907), S. 442.
10. —, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2 Aufl. Berlin 1914.
11. BLARINGHEM, L. L'état present de la theorie de la mutation. — Bull. Soc. Bot. France **58** (1911), S. 644—652.
12. —, L'*Oenothera Lamarckiana* Seringe et les Oenothères de Fontainebleau. — Rev. Gén. Bot. **25** (1913).
13. BOULENGER, G. A. On the variations of the evening primrose (*Oenothera biennis* L.). — Journ. of Botany **45** (1907), S. 353—363.
- 13 a. CASTLE, W. E. Yellow mice and gametic purity. — Science N. S. **24** (1906), S. 275.
14. CASTLE, W. E., and LITTLE C. On a modified mendelian ratio among yellow mice. — Science **32** (1910), S. 868—870.
15. CORRENS, C. Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **20** (1902), S. 159.
16. —, Einige Bastardierungsergebnisse mit anormalen Sippen. — Jahrb. f. Wissensch. Bot. **41** (1905), S. 458—484.
17. CUÉNOT, L. Les races pures et leurs combinaisons chez les souris (4^{me} note). — Arch. de zool. experim. et génér. 4^e Ser. **3** (1905), S. CXXII—CXXXII.
- 17 a. —, Sur quelques anomalies apparentes des proportions mendéliennes (6^e note). — Ibid. **9** (1908), S. VII—XV.
- 17 b. DAVENPORT, C. B. Colour inheritance in mice. — Science N. S. **19** (1904), S. 110.
- DAVIS, B. M. Cytological studies on *Oenothera*.
18. I. Pollen development of *Oenothera grandiflora*. Annals of Botany **23** (1909), S. 551—571, 2 Taf.

19. DAVIS, B. M. II. The reduction divisions of *Oenothera biennis*. — Ibid. **24** (1910), S. 631—651. 2 Taf.
20. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*. — Ibid. **25** (1911), S. 941—974. 2 Taf.
Genetical studies on *Oenothera*.
21. I. Notes on the behavior of certain hybrids of *Oenothera* in the first generation. — Americ. Naturalist **44** (1910), S. 108—115.
22. II. Some hybrids of *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. — Ibid. **45** (1911), S. 193—233.
23. III. Further hybrids of *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. — Ibid. **46** (1912), S. 377—427.
24. IV. The behavior of hybrids between *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* in the second and third generations. — Ibid. **47** (1913), S. 449—571.
25. V. Some reciprocal crosses of *Oenothera*. — Zeitsch. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **12** (1914) S. 169—205.
26. —, Was Lamarck's evening primrose (*Oenothera Lamarckiana* Seringe) a form of *Oenothera grandiflora* Solander? — Bull. of the Torrey Bot. Club **39** (1912), S. 519—533. 3 Taf.
27. —, Mutations in *Oenothera biennis* L? — Americ. Naturalist **47** (1913), S. 116—121.
28. —, A much desired *Oenothera*. — Plant World **16** (1913), S. 145—153.
29. —, The problem of the origin of *Oenothera Lamarckiana* de Vries. — New Phytologist **12** (1913), S. 233—241.
30. —, Parallel mutations in *Oenothera biennis* L. — Amer. Nat. **48** (1914), S. 498—501.
31. —, Professor de Vries on the probable origin of *Oenothera Lamarckiana*. — Americ. Nat. **49** (1915), S. 59—64.
32. DIGBY, L. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. — Annals of Botany **26** (1912), S. 357—388. 4 Taf.
33. DURHAM, F. M. Further experiments on the inheritance of coat colour in mice. — Journ. of Genet. **1** (1911), S. 159—178.
34. EAST, E. M. The mendelian notation as a description of physiological facts. — Americ. Nat. **46** (1912), S. 633—655.
35. FRUWIRTH, C. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen III. Berlin 1910.
36. —, Zur Züchtung der Kartoffel. — Deutsch. Landwirtsch. Presse **39** (1912), S. 551—552, 565—567.
37. GATES, R. R. Pollen development in hybrids of *Oenothera lata* × *Oenothera Lamarckiana*, and its relation to mutation. — Bot. Gazette **43** (1907), S. 81—115. 3 Taf.
38. —, Hybridization and germ cells of *Oenothera* mutants. — Ibid. **44** (1907), S. 1—21.
39. —, A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. — Ibid. **46** (1908), S. 1—34. 3 Taf.
40. —, A preliminary account of studies on the variability of a unit character in *Oenothera*. — Science N. S. **27** (1908), S. 209.
41. —, The chromosomes of *Oenothera*. — Ibid., S. 193—195.
42. —, Further studies on the chromosomes of *Oenothera*. — Ibid. S. 335.
43. —, Further studies of oenotheran cytology. — Ibid. **29** (1909), S. 269.
44. —, Some variations and hybrids of *Oenothera*. — Ibid., S. 906—907.
45. —, Apogamy in *Oenothera*. — Ibid. **30** (1909), S. 691—694.
46. —, Studies of inheritance in the evening primrose. — Chicago Medical Recorder 1909, 6 S.
47. —, An analytical key to some of the segregates of *Oenothera*. — Missouri Bot. Garden Rep. **20** (1909), S. 123—137.
48. —, The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*, de Vries. — Arch. f. Zellforsch. **3** (1909), S. 525—552. 2 Taf.
49. —, The behavior of the chromosomes in *Oenothera lata* × *gigas*. — Bot. Gazette **48** (1909), S. 179—199. 3 Taf.
50. —, Some effects of tropical conditions on the development of certain english *Oenotheras*. — Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. 1909, Winnipeg 1910, S. 677—678.
51. —, Abnormalities in *Oenothera*. — Missouri Bot. Gard. Rep. **21** (1910), S. 175—184. 3 Taf.

52. GATES, R. R. The chromosomes of *Oenothera* mutants and hybrids. — Adv. print from the Proceed. Seventh Int. Zool. Congr. 1907. Cambridge (Mass.) 1910. 4 S.
53. —, The material basis of mendelian phenomena. — Amer. Nat. **44** (1910), S. 203—213.
54. —, The earliest description of *Oenothera Lamarckiana*. — Science N. S. **31** (1910), S. 425—426.
55. —, Early historico-botanical records of the *Oenotheras*. — Proc. Iowa Akad. Science 1910, S. 85—124. 6 Taf.
56. —, Chromosome reduction in *Oenothera*. — Bot. Gazette **49** (1910), S. 65—66.
57. —, The mode of chromosome reduction. — Ibid. **51** (1911), S. 321—344.
58. —, Studies of the variability and heritability of pigmentation in *Oenothera*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **4** (1911), S. 337—372. 1 Taf.
59. —, Pollen formation in *Oenothera gigas*. — Annales of Botany **25** (1911), S. 909—940. 4 Taf.
60. —, Mutation in *Oenothera*. — Americ. Nat. **45** (1911), S. 577—606.
61. —, An onagraceous stem without internodes. — New Phytologist **11** (1912), S. 50—53. 3 Taf.
62. —, Mutations in plants. — Bot. Journal 1912. 4 S.
63. —, Somatic mitoses in *Oenothera*. — Annales of Botany **26** (1912), S. 993—1010. 1 Taf.
64. —, A contribution to a knowledge of the mutating *Oenotheras*. — Transactions of Linnean Soc. London, Ser. 2, **8** (1913), S. 1—67. 6 Taf.
65. —, Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. — Biol. Centralbl. **33** (1913), S. 92—99, 113—150.
66. —, Recent papers on *Oenothera* mutations. — New Phytologist **12** (1913), S. 290—302.
67. —, Breeding experiments which show that hybridisation and mutation are independent phenomena. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **11** (1914), S. 209—279.
68. GATES, R. R. AND THOMAS, NESTA. A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *O. mut. semilata* in relation to mutation. — Quaternary Journ. of micr. science N. S. **59** (1914), S. 523—571. 3 Taf.
69. GEERTS, J. M. Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **25** (1908), S. 191—195.
70. —, Beiträge zur Kenntnis der zytologischen Entwicklung von *Oenothera Lamarckiana*. — Ibid. **26 a** (1908), S. 608—614.
71. —, Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. — Recueil Trav. Bot. Néerland. **5** (1909), S. 93—208. 18 Taf.
72. —, Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **29** (1911), S. 160—166. 1 Taf.
73. GEROULD, J. H. Inheritance of polymorphism and sex in *Colias philodice*. — Americ. Naturalist **45** (1911), S. 257—283.
74. GOLDSCHMIDT, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2 Aufl. Leipzig u. Berlin 1913.
75. —, Die Merogonie der *Oenothera*-bastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. — Arch. f. Zellforsch. **9** (1912), S. 331—344.
76. —, GREGORY, R. P. Note on the histology of the giant and ordinary forms of *Primula sinensis*. — Proceed. Cambridge Phil. Soc. **15** (1909), S. 239—246.
77. —, On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. — Proceed. Roy. Soc. London **87** (1914), S. 484—492.
- 77 a. HAGEDOORN, A. L. The genetic factors in the development of the housemouse, which influence the coat colour. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **7** (1912), S. 97—136.
- 77 b. HAIG-THOMAS, ROSE. Note sur la parthénogénèse chez les plantes. — IV:e Conf. Int. de Genetique Paris, 1911. S. 209.
78. HERIBERT-NILSSON, N. *Oenothera gigas* framgångar som mutation i Sverige. — Botaniska Notiser 1909, S. 97—99.
79. —, Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. — Ibid. 1911 S. 19—28.
80. —, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre **8** (1912), S. 89—231. 3 Taf.
81. —, *Oenothera*-problemet. — Svensk Bot. Tidskr. **7** (1913), S. 1—16.

82. HERIBERT-NILSSON, N. Eliminierung der positiven Homozygoten bezüglich der Rotnervigkeit bei *Oenothera Lamarckiana*. — Botaniska Notiser 1915, S. 23—25.
83. HILL, E. J. *Oenothera Lamarckiana*; its early cultivation and description. — Bot. Gazette **51** (1911), S. 136—140.
84. HONING, J. A. Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **4** (1911) S. 227—278.
85. —, Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und -Samen. — Récueil Trav. Bot. Néerland. **8** (1911), S. 65—96.
86. HUNGER, F. W. T. Recherches expérimentelles sur la mutation chez *Oenothera Lamarckiana*, exécutées sous les tropiques. — Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg, Ser. 2, **12**, S. 92—113. 16 Taf.
87. JEFFREY, E. C. The mutation myth. — Science N. S. **39** (1914), S. 488—491.
88. —, Spore conditions in hybrids and the mutation hypothesis of de Vries. — Bot. Gazette **58** (1914), S. 322—336. 4 Taf.
89. —, Some fundamental morphological objections to the mutation theory of de Vries. — Amer. Natural. **49** (1915), S. 5—21.
90. JOHANNSEN, W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2 Aufl. Jena 1913.
91. KAJANUS, B. Genetische Studien an *Brassica*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **6** (1912), S. 217—237. 4 Taf.
92. —, Die Samenrassen von *Lupinus augustifolius* L. und *Lupinus luteus* L. — Ibid **7** (1912), S. 235—239. 1 Taf.
93. —, Über die Farben der Blüten und Samen von *Trifolium pratense*. — Fühlings landwirtsch. Zeitung **61** (1912), S. 763—776.
94. KEEBLE, F. Gigantism in *Primula sinensis*. — Journ. of Genetics **2** (1912), S. 163—188. 1 Taf.
95. LECLERC DU SABLON, M. Sur la théorie des mutations periodiques. — Comptes Rend. Acad. des Scienc. de Paris **151** (1910), S. 330—332.
96. —, De la nature hybride de l'*Oenothera* de Lamark. — Rev. gen. de Bot. **22** (1910), S. 266—276.
97. LEHMANN, E. Über den gegenwärtigen Stand der Mutationstheorie. — Die Naturwissenschaften **2** (1914), S. 597—601.
98. LOTSY, J. P. Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **8** (1912), S. 325—333.
99. —, Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. — Progressus rei botanicæ **4** (1912), S. 361—388.
100. —, La théorie du croisement. — Archiv Néerland. des Sciences Exactes et Nat., Ser. III B, **2** (1914), S. 178—239. 1 Taf.
101. LUTZ, ANNE M. A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas*. — Science N. S. **26** (1907), S. 151—152.
102. —, The chromosomes of *Oenothera Lamarckiana*, its mutants and hybrids. — Internat. Zool. Congr. Boston 1907.
103. —, Chromosomes of the somatic cells of the *Oenotheras*. — Ibid. **27** (1908), S. 335.
104. —, Notes of the first generation hybrid of *Oenothera lata* ♀ × *O. gigas* ♂. — Ibid **29** (1909), S. 263—267.
105. —, Triploid mutants in *Oenothera*. — Biol. Centralb. **32** (1912), S. 385—435.
106. MAC DOUGAL, D. T., VAIL, A. M., SHULL, G. H., AND SMALL, J. K. Mutants and hybrids of the *Oenotheras*. — Carneg. Inst. of Washington. Publ. N:o 24 (1905). 57 S. 22 Taf.
107. MAC DOUGAL, D. T., VAIL, A. M., SHULL, G. H. Mutations, variations, and relationships of the *Oenotheras*. — Ibid. Publ. N:o 81 (1907). 92 S. 22 Taf.
- 107 a. MORGAN, Th. H. Some experiments in heredity in mice. — Science N. S. **28** (1908), S. 493.
108. NILSSON-EHLE, H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. — Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Afd. 2, **5** (1909). 122 S.
109. —, Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre **5** (1911), S. 1—37. 1 Taf.

110. NILSSON-EHLE, H. Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbfaktor beim Hafer. — Zeitschr. f. ind. Abst.-u. Vererb.-lehre **12** (1914), S. 36—55.
111. PLATE, L. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Vierte Aufl. Leipzig und Berlin 1913.
112. —, Vererbungslehre. Leipzig 1913.
113. RENNER, O. Über die angebliche Merogonie der *Oenothera*-Bastarde. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **31** (1913), S. 384—385.
114. —, Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. — Flora N. F. **7** (1914), S. 115—150, 2 Taf.
115. SALAMAN, R. N. The inheritance of colour and other characters in the potato. — Journ. of Genetics **1** (1910), S. 7—46. 29 Taf.
116. SAUNDERS, EDITH R. Further experiments on the inheritance of »doubleness» and other characters in stocks. — Journ. of Genetics **1** (1911), S. 303—376.
117. —, The breeding of double flowers. — IV Conf. int. de genetique, Paris 1911.
118. SCHOUTEN, A. R. Mutabiliteit en variabiliteit. Groningen 1908 (Diss. Amsterdam).
119. SHULL, G. H. A peculiar negative correlation in *Oenothera* hybrids. — Journ. of Genetics **4** (1914), S. 83—102.
120. —, Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris*. — Zeitschr. f. ind. Abst.-u. Vererb.-lehre **12** (1914) S. 97—149.
121. STOMPS, THEO J. Mutation bei *Oenothera biennis* L. — Biol. Centralbl. **32** (1912), S. 521—535.
122. —, Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **30** (1912), S. 406.
123. —, Das *Cruciata*-Merkmal. — Ibid. **31** (1913), S. 166.
124. —, Parallel mutations in *Oenothera biennis* L. — Americ. Natural. **48** (1914), S. 494—497.
125. TAMMES, TINE. Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. — Recueil des Trav. bot. Néerland. **11** (1914), S. 54—69.
126. THOMPSON, H. STUART. Coast *Oenotheras*. — Journ. of Botany **43** (1905), S. 62.
127. TSCHERMAK, E. v. Notiz über den Begriff der Kryptomerie. — Zeitschr. f. ind. Abst.-u. Vererb.-lehre **11** (1914), S. 183—191.
128. VILMORIN, PHILIPPE DE. Sur une race de blé nain infixable. — Journ. of Genetics **3** (1913), S. 67—76.
- VRIES, HUGO DE. Die Mutationstheorie.
129. —, I. Leipzig 1901.
130. —, II. Leipzig 1903.
131. —, My primrose experiment. — The Independent 1902, S. 2285—2287.
132. —, Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** (1903), S. 75—82.
133. —, On atavistic variation in *Oenothera cruciata*. — Bull. Torrey Bot. Club. 1903, S. 75.
134. —, The evidence of evolution. — Smithsonian Rep. for 1904, S. 389—396.
135. —, Über die Dauer der Mutationsperiode bei *Oenothera Lamarckiana*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **23** (1905), S. 382—387.
136. —, Teunisbloemen in Amerika. — Album der Natuur 1905, S. 193—209.
137. —, Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin 1906.
138. —, On twin hybrids. — Bot. Gazette **44** (1907), S. 401—407.
139. —, Plant breeding. Chicago 1907.
140. —, Evolution and mutation. — The Monist **17** (1907), S. 6—22.
141. —, Über die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **26 a** (1908), S. 667—676.
142. —, Bastarde von *O. gigas*. — Ibid. I. 754—762.
143. —, Sorten en Bastaarden. — Album der Natuur 1908, S. 81—87.
144. —, On triple hybrids. — Bot. Gazette **47** (1909), S. 1—8.
145. —, Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. and *O. muricata* L. — Biol. Centralbl. **31** (1911), S. 97—104.

146. —, *Oenothera nanella* healthy and diseased. — Science N. S. **35** (1912), S. 753—754.
 147. —, Die Mutationen in der Erblchkeitslehre. Berlin 1912.
 148. —, Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.
 149. —, L' *Oenothera grandiflora* de l'herbier de Lamarck. — Rev. gen. Bot. **25**, (1913), S. 151—166.
 150. —, The probable origin of *Oenothera Lamarckiana* Ser. — Bot. Gazette **57** (1914), S. 345—360. 3 Taf.
 151. VRIES, HUGO DE AND BARTLETT, H. H. The evening primroses of Dixie Landing, Alabama. — Science N. S. **36** (1912), S. 599—601.
 152. WILSON, E. B. Studies on chromosomes. III. — Journ. of exper. Zool. **3** (1906).
 153. —, Mendelian inheritance and the purity of the gametes. — Science N. S. **23** (1906), S. 112.
 154. ZEIJLSTRA, H. *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. — Biol. Centralbl. **31** (1911), S. 129—138.
-

Korrigendum.

S. 90 steht als Rubrik einer Kreuzung: *Dependens* × *Lamarckiana*. Dies ist ein Schreibfehler für *Lamarckiana* × *dependens*. Vgl. S. 110 und 111.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort	3
I. Methodisches	5
II. Das Ausgangsmaterial	9
III. Die Herkunft der <i>O. Lamarckiana</i>	11
IV. Der Faktor für Rotnervigkeit	13
1. Die morphologische Wirkung des Farbfaktors in den Blattnerven.....	13
2. Das Experimentalmaterial in bezug auf die Nervenfarbe	13
3. Von einer monohybriden Spaltung abweichende Zahlenverhältnisse und ihre Erklärung.....	19
4. Analyse der Gametenbildung durch Rückkreuzungen	24
5. Das Verhalten des Faktors für Rotnervigkeit bei der Spaltung und bei der Zygottenbildung	27
6. Das Verhalten der Eigenschaft der Rotnervigkeit bei der Riesenkombinante des <i>gigantea</i> -Typus	30
7. Die Wirkung des Faktors für Rotnervigkeit in anderen Organen der Pflanze	37
8. Zusammenfassung der Resultate der Experimente mit dem Faktor für Rotnervigkeit	40
9. Ähnliche Komplikationen wie die der Rotnervigkeit der <i>O. Lamarckiana</i> bei anderen Arten.....	42
10. Anwendung der beim Studium des Faktors für Rotnervigkeit gewonnenen Resultate auf die Mutabilitätserscheinungen der <i>O. Lamarckiana</i>	46
V. Das Hervorbringen aberranter Phänotypen (Kombinanten) bei <i>O. Lamarckiana</i>	51
1. Die Methode der Analyse	51
2. Die Kombinanten meiner Kulturen	52
3. Vergleich der Phänotypen-Kombinanten der DE VRIESschen und der meinigen Kulturen	70
4. Die Abspaltung der Kombinanten (»die Mutation«) innerhalb der verschiedenen Deszendenzreihen der <i>O. Lamarckiana</i>	71
5. Das Abspaltungsprozent der Kombinanten.....	76
6. Die Erbliehkeitsverhältnisse der Kombinanten meiner Kulturen	80
7. Die Kombinantenkreuzungen	86
VI. Untersuchungen zur Frage der Apogamie bei <i>O. Lamarckiana</i> und bei ihren Neukombinanten	99
VII. Zusammenfassende Darstellung der Variabilitätserscheinungen bei <i>O. Lamarckiana</i> und deren Erklärung	103
VIII. Kritik anderer Ansichten über die Variabilität der <i>Oenothera Lamarckiana</i>	115
Literatur	126